

Série A. N° 1350
N° d'ordre 2219

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Robert FRANQUET

ASSISTANT AU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

1^{re} THÈSE — LA GENÈSE DE L'AMIDON DANS QUELQUES PLANTES
A RÉSERVES AMYLACÉES.

2^e THÈSE — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 8/4 1932 devant la Commission d'examen

MM. M. MOLLIARD..... *Président*
P. PORTIER } *Assesseurs*
A. DEREIMS

PARIS
LIBRAIRIE GÉNÉRALE DE L'ENSEIGNEMENT
4, RUE DANTE, 4

1932

THE UNIVERSITY OF CHICAGO

THE UNIVERSITY OF CHICAGO LIBRARY

THE UNIVERSITY OF CHICAGO LIBRARY

THE UNIVERSITY OF CHICAGO LIBRARY

THE UNIVERSITY OF CHICAGO LIBRARY

THE UNIVERSITY OF CHICAGO LIBRARY

THE UNIVERSITY OF CHICAGO LIBRARY

THE UNIVERSITY OF CHICAGO LIBRARY

THE UNIVERSITY OF CHICAGO LIBRARY

Série A. N° 1350

N° d'ordre 2219

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Robert FRANQUET

ASSISTANT AU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

1^{re} THÈSE — LA GENÈSE DE L'AMIDON DANS QUELQUES PLANTES
A RÉSERVES AMYLACÉES.

2^e THÈSE — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 1932 devant la Commission d'examen

MM. M. MOLLIARD.....	<i>Président</i>
P. PORTIER	} <i>Assesseurs</i>
A. DEREIMS	

PARIS

LIBRAIRIE GÉNÉRALE DE L'ENSEIGNEMENT

4, RUE DANTE, 4

1932

Faculté des Sciences de l'Université de Paris

	MM.	
Doyen.....	C. MAURAIN, <i>Professeur</i> , Physique du globe.	
Doyen honoraire.	M. MOLLIARD.	
Professeurs honoraires	H. LE CHATELIER.	
	H. LEBESGUE.	
	A. FERNBACH.	
	A. LEDUC.	
	E. HÉROUARD.	
	Emile PICARD.	
	Rémy PERRIER.	
	E. GOURSAT.....	Analyse supérieure et algèbre supérieure.
	N.....	Mécanique physique et expérimentale.
	P. JANET.....	Electrotechnique générale.
Professeurs	F. WALLERANT.....	Minéralogie.
	P. PAINLEVÉ.....	Mécanique analytique et mécanique céleste.
	M. CAULLERY.....	Zoologie (Évolution des êtres organisés).
	Emile BOREL.....	Calcul des probabilités et Physique mathém.
	H. ABRAHAM.....	Physique.
	M. MOLLIARD.....	Physiologie végétale.
	E. CARTAN.....	Géométrie supérieure.
	Gabriel BERTRAND.....	Chimie biologique.
	Jean PERRIN.....	Chimie physique.
	L. LAPICQUE.....	Physiologie générale.
	M ^{me} P. CURIE.....	Physique générale et radioactivité.
	G. URBAIN.....	Chimie générale.
	L. MARCHIS.....	Aviation.
	E. VESSIOT.....	Théorie des fonctions et théories des transformations.
	A. COTTON.....	Physique générale.
	J. DRACH.....	Application de l'analyse à la géométrie.
	Charles Fabry.....	Physique.
	R. LESPIEAU.....	Théories chimiques.
	P. PORTIER.....	Physiologie comparée.
	Charles PÉREZ.....	Zoologie.
	É. BLAISE.....	Chimie organique.
	P.-A. DANGEARD.....	Botanique.
	Léon BERTRAND.....	Géologie structurale et géologie appliquée.
	E. RABAUD.....	Biologie expérimentale.
	G. JULIA.....	Calcul différentiel et Calcul intégral.
	Paul MONTEL.....	Mécanique rationnelle.
	V. AUGER.....	Chimie appliquée.
	P. WINTREBERT.....	Anatomie et histologie comparées.
	O. DUBOSQ.....	Biologie maritime.
	Eugène BLOCH.....	Physique théorique et physique céleste.
	A. MAILHE.....	Étude des combustibles.
	L. LUTAUD.....	Géographie physique et géologie dynamique.
	Henri VILLAT.....	Mécanique des fluides et applications.
	Ch. JACOB.....	Géologie.
	P. PASCAL.....	Chimie minérale.
	Léon BRILLOUIN.....	Théories physiques.
	E. ESCLANGON.....	Astronomie.
	H. BÉNARD.....	Mécanique expérimentale des fluides.
	MAUGUIN.....	Minéralogie.
	L. BLARINGHEM.....	Botanique.
	A. GUILLIERMOND.....	Botanique (P.C.N.)
	A. DENJOY.....	Calcul différentiel et intégral.
	A. DUFOUR.....	Physique (P. C. N.)
E. PÉCHARD.....	Chimie (Enseign.P.C.N.)	M. FRÉCHET..... Calcul des Probabilités et Physiques mathématiques.
A. GUILLET.....	Physique.	M ^{me} RAMART-LUCAS..... Chimie organique.
M. GUICHARD.....	Chimie minérale.	BÉGHIN..... Mécanique théorique des fluides.
A. MICHEL-LÉVY.....	Pétrographie.	FOCH..... Mécanique expérimentale des fluides.
A. DEREIMS.....	Géologie.	PAUTHENIER..... Physique (P.C.N.).
H. MOUTON.....	Chimie physique.	VILLEY..... Mécanique physique et expérimentale.
L. DUNOYER.....	Optique appliquée.	De BROGLIE..... Théories physiques.
M. JAVILLIER.....	Chimie biologique.	LABROUSTE..... Physique du Globe
ROBERT-LÉVY.....	Zoologie.	FREUNDLER..... Chimie (P.C.N.).
A. DEBIERNE.....	Radioactivité.	PRENANT..... Zoologie.
E. DARMOIS.....	Physique.	P. JOB..... Chimie générale.
G. BRUHAT.....	Physique.	CHRÉTIEN..... Optique appliquée.
P. PICARD.....	Zoologie (Évolution des êtres organisés).	
L. JOLEAUD.....	Paléontologie.	

Secrétaire A. PACAUD



A LA MEMOIRE DE MON FRÈRE CHARLES

tombé en Argonne, le 22 décembre 1914



Digitized by the Internet Archive
in 2026

INTRODUCTION

Le problème de l'amylogénèse n'a jamais cessé d'intéresser les physiologistes. Une de leurs premières préoccupations fut de chercher d'où viennent les matériaux aux dépens desquels se constituent les réserves amylacées. Ils établirent sans trop de peine que l'amidon des organes à réserves provient, en dernière analyse, des hydrates de carbone élaborés par la feuille. Pour ce qui est de la nature des glucides qui servent de matière première à l'amidon, des savants comme DE VRIES [92_b] affectaient de s'en désintéresser. Ils avaient raison s'ils entendaient par là signifier que la nature se joue des difficultés d'ordre stéréochimique avec lesquelles nous sommes obligés de compter dans nos réactions de laboratoire. Encore est-il indispensable de démontrer qu'il en est bien ainsi.

PASTEUR [65] ne pensait pas de la sorte ; il n'admettait pas que la nature pût fabriquer un polysaccharide autrement qu'à partir des sucres simples que celui-ci livre par hydrolyse, et Claude BERNARD [6] se joignait à PASTEUR pour soutenir contre DUCHARTRE [29] que le saccharose de la betterave ne peut résulter que de la condensation d'un mélange équimoléculaire de glucose et de lévulose. Cette théorie s'est effondrée à la suite d'analyses plus exactes et personne n'ignore actuellement que la matière première du saccharose, telle qu'elle se présente à la base du pétiole, au voisinage immédiat de la souche, est formée de glucose en majeure partie (H. COLIN [18_a]).

La leçon mérite d'être retenue et nous en avons fait notre profit. Identifier les glucides élaborés dans la feuille de plantes à amidon, déterminer leurs proportions respectives, les suivre dans leurs migrations vers les organes à réserves, telle est la première tâche que nous nous sommes assignée.

Une fois connus les glucides précurseurs de la matière amylacée

dans une plante déterminée, il reste à savoir de quelle façon ils se condensent à l'état d'amidon.

Il paraîtrait tout naturel de supposer que la synthèse de l'amidon s'opère suivant un processus inverse de l'hydrolyse, l'apparition, en quantités notables, de maltose, puis de dextrines à molécules de plus en plus grosses, marquant les phases successives de la condensation des hexoses. Pourquoi les *diastases amylolysantes* qui font rarement défaut dans les tissus vivants, ne joueraient-elles pas, dans certaines conditions, le rôle d'agents de synthèse? Hypothèse d'autant plus séduisante qu'elle semblait trouver un appui expérimental dans les expériences établissant la réversibilité de certaines actions fermentaires.

On a fait remarquer très opportunément, à ce propos, que les synthèses opérées par les ferments solubles obéissent aux mêmes lois que les réactions réversibles si communes en chimie organique. Si l'amylogénèse s'opère de la sorte chez les plantes, on doit nécessairement trouver, à côté de l'amidon, un contingent appréciable de sucre réducteur qui ne saurait descendre au-dessous d'une certaine limite sans entraîner immédiatement une dégradation corrélative de la matière amylacée. On ne voit rien de tel dans la nature : les hexoses n'existent le plus souvent qu'à l'état de traces dans les organes à réserves amylacées ; le rendement en amidon y est total, pour ainsi dire. Il n'est pas inutile d'ajouter qu'on ne possède, jusqu'alors, aucun exemple de condensation, *in vitro*, des hexoses à l'état d'amidon, au moyen de l'amylase.

La polymérisation des hexosides en dextrines sous l'action de la chaleur, telle que l'a réalisée A. PICTET [68], ne donne pas davantage idée de la façon dont les plantes élaborent leur amidon. PICTET opérait à des températures allant de 155° à 240° et en présence de catalyseurs. Encore avec ces moyens, n'a-t-il obtenu que des corps relativement peu condensés tels que $(C^6H^{10}O^5)^4$.

Il ne faut pas oublier que la cellule vivante est autre chose qu'un simple récipient à l'intérieur duquel s'effectuent diverses réactions ; elle est organisée ; et l'on sait que les granules amylacés ne se forment pas au hasard dans la masse protoplasmique, mais qu'ils sont élaborés par certains éléments figurés [39] du cytoplasme. Cette dernière question, la plus intéressante de toutes parce qu'elle se rapporte à l'appareil même de la vie, est du ressort des

cytologistes. Nos préoccupations étaient ailleurs, concentrées sur le côté biochimique du problème.

Nul ne peut se promettre, pour le moment, de découvrir le mécanisme intime de l'amylogénèse ; ce qui est à notre portée, ce sont les circonstances dans lesquelles est élaboré l'amidon et, en premier lieu, la composition glucidique des tissus où s'effectue le phénomène. Cela nous permettra d'écarter diverses hypothèses que leurs auteurs se seraient bien gardés d'émettre s'ils avaient pris la peine de s'informer de ces questions préalables.

L'amidon est généralement accompagné, dans les organes où il s'accumule, d'un certain contingent de glucides hydrolysables que d'aucuns ont pris pour des dextrines ; en réalité, il ne s'agit que de saccharose dans la plupart des cas (tubercules de Pomme de terre, Châtaigne, bulbe de Colchique, etc.), parfois de lévulosanes (grains de Blé, d'Orge, bulbe de Jacinthe, rhizome d'Iris gigot, etc.) ; le maltose n'a été rencontré encore que dans trois plantes, la *Mercuriale vivace*, l'*Ombilique*, le *Bolbostemma paniculatum*. Enfin, dans plusieurs familles, chez les Légumineuses notamment, l'amidon est escorté non seulement de sucre de canne, mais encore de raffinose ou de stachyose.

D'où viennent ces satellites de l'amidon et quelles sont leurs vicissitudes au cours de l'élaboration de la réserve amylacée ? Plusieurs Monocotylédones à lévulosanes et à amidon ont fait, ces années dernières, l'objet de recherches détaillées [3, 5, 18^b, 24]. Les autres cas valaient la peine d'être étudiés d'aussi près, c'est à quoi nous nous sommes appliqués dans le présent travail.

Nos investigations ont porté sur la Pomme de terre (*Solanum tuberosum* L.), sur le Colchique (*Colchicum autumnale* L.), matériel de choix pour déterminer le rôle du saccharose auprès de l'amidon, sur le *Bolbostemma paniculatum* Franquet, plante privilégiée où le maltose coexiste avec la fécule, — enfin sur deux espèces de Haricot : le Haricot vulgaire (*Phaseolus vulgaris* L.) et le Haricot d'Espagne (*Phaseolus multiflorus* Willd.) qui permettent de suivre l'évolution du stachyose et du saccharose auprès de l'amidon. Ces plantes ont comme caractère commun d'emmagasiner des quantités importantes d'amidon dans certains de leurs organes ; cependant elles présentent, dans leur chimisme, des différences suffisantes

pour qu'on puisse supposer que la marche de l'amylogénèse n'est pas la même dans tous les cas.

L'exposé de nos recherches comportera ainsi l'étude de quatre types physiologiques de plantes à réserves amylacées qui seront étudiés dans les chapitres suivants :

1^o L'amylogénèse chez une plante où la réserve amylacée est accompagnée de traces de saccharose : *Pomme de terre*.

2^o L'amylogénèse chez une plante où la fécule voisine avec une grande quantité de sucre de Canne : *Colchique*.

3^o L'amylogénèse chez une plante dont les organes à réserve renferment du maltose libre auprès de l'amidon : *Bolbostemma paniculatum*.

4^o L'amylogénèse chez des plantes dont les semences sont pourvues à la fois d'amidon, de stachyose et de saccharose : le *Haricot vulgaire*, le *Haricot d'Espagne*.

Avant d'exposer les résultats de nos recherches nous nous faisons un devoir d'exprimer notre profonde gratitude à M. le Professeur MOLLIARD, Doyen honoraire de la Faculté des Sciences, qui nous fait le grand honneur de présider la soutenance de cette thèse et de l'accepter dans la *Revue générale de Botanique*.

Nous tenons à témoigner d'une façon toute particulière notre reconnaissance à M. l'abbé H. COLIN, qui, après nous avoir initié aux méthodes des recherches scientifiques, nous a donné l'idée de ce travail et n'a cessé de nous guider avec le plus grand dévouement au cours de son exécution.

Nous ne saurions trop remercier M. le Professeur D. BOIS qui nous a permis de poursuivre nos recherches au Laboratoire de Culture du Muséum et qui, non content de nous encourager dans cette voie, a tout fait pour nous procurer les moyens matériels de travail. Qu'il nous permette d'associer à ces remerciements M. A. GUILLAUMIN sous-directeur du Laboratoire de Culture dont la bienveillance et l'aide tout amicale ne nous ont jamais fait défaut.

Nous remercions MM. les Professeurs MANGIN, FOSSE et BRIDEL pour la complaisance avec laquelle ils ont mis à notre disposition les appareils et les produits chimiques qui nous manquaient.

Nous ne pouvons oublier la reconnaissance que nous devons à M. le Professeur GUILLIERMOND qui nous a procuré des levures

rares et a eu l'amabilité de contrôler certaines de nos observations microscopiques, ni celle dont nous sommes redevables à M. l'abbé GAUDEFRY et à M. GAUBERT qui ont bien voulu faire l'étude cristallographique de produits que nous avons isolés.

M. H. HISSARD nous a fait l'amitié d'exécuter pour ce travail trois belles gravures, qu'il veuille trouver ici l'expression de toute notre gratitude.

Les plantes ayant servi de matériel à nos recherches ont été cultivées soit à Verrières-le-Buisson par les soins des établissements Vilmorin-Andrieux et Cie, soit au Muséum, à Paris ou à Chèvreloup, par le service de Culture. Qu'il nous soit donc permis d'exprimer notre gratitude à M. Louis de VILMORIN et de remercier de tout cœur le personnel du service de la Culture du Muséum pour l'empressement et la conscience que tous, quel que soit leur rang, ont mis à nous seconder. Ne pouvant citer maints concours discrets dont la modestie serait gênée, nous tenons toutefois à rappeler avec respect et reconnaissance la mémoire du regretté M. GÉROME qui assumait avec la plus grande sollicitude, durant plusieurs années, la tâche de cultiver les plantes nécessaires à nos expériences.

Les établissements « la Rapidase », de Seclin (Nord) ont mis, gracieusement à notre disposition leur très active super-rapidase ; les établissements Choay nous ont procuré aimablement de l'extrait total de pancréas et ont eu l'obligeance d'effectuer pour nous la dessiccation de tubercules de *Bolbostemma* selon leur procédé sous le vide à 0° ; que les directeurs de ces maisons reçoivent nos plus vifs remerciements.

Nous gardons une sincère gratitude au conseil technique de la caisse des Recherches scientifiques qui a bien voulu nous accorder, à diverses reprises, des subventions pour nos recherches.

Nous ne saurions oublier non plus Mme BLANC-FRANCARD, Mlle CHIPOT, MM. MANGENOT, DAVY DE VIRVILLE et EICHHORN qui, à des titres divers, nous ont rendu de réels services

TECHNIQUE

Déterminer la nature des divers glucides présents dans les plantes qui nous intéressent, évaluer les proportions respectives de chacun d'eux, tels sont les deux problèmes techniques qui se posent.

Le premier ne peut être considéré comme résolu que lorsqu'on a isolé à l'état de pureté, ou du moins caractérisé, sans doute possible, chacun des hydrates de carbone en question. On verra, au cours de l'exposé, comment le mallose et le stachyose ont été identifiés. Nous nous bornerons à décrire ici les méthodes de dosage qui nous ont servi.

Le matériel d'étude, récolté de préférence en fin de journée (vers les 17 heures) pour les organes verts, est fixé séance tenante par l'alcool fort à l'ébullition. Il est ensuite broyé et épuisé à chaud par autant d'alcool qu'il est nécessaire pour entraîner la totalité du contingent glucidique soluble dans ce liquide. L'alcool de fixation et les liqueurs d'extraction sont réunis et distillés sous pression réduite ; le distillat, repris par l'eau, est déféqué à l'extrait de Saturne ; l'excès de plomb est éliminé par le carbonate ou le sulfate de soude ; après filtration et essorage, on obtient une liqueur limpide qui, rendue faiblement acide par addition d'acide acétique, est prête pour l'analyse.

L'épuisement alcoolique est suivi d'un traitement à l'eau froide qui permet de s'assurer si tous les sucres solubles ont bien été dissous et de vérifier si les organes étudiés renferment des dextrines ou quelque autre polyose insoluble dans l'alcool fort.

Après que la pulpe a été débarrassée des glucides solubles dans l'alcool et dans l'eau il ne reste plus qu'à y doser l'amidon.

1. — Analyse des extraits alcooliques.

On dose immédiatement les sucres réducteurs libres R_1 par la méthode de BERTRAND [9_b] ; une première lecture au polarimètre

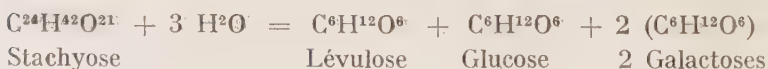
donne la déviation initiale α_1 . Un second dosage, exécuté après hydrolyse par la sucrase, indique la quantité R_2 de réducteur présent après action de ce ferment ; la différence $R_2 - R_1$ correspond au sucre interverti libéré par l'invertase. Le plus souvent, les extraits végétaux renferment le mélange banal : saccharose, glucose, lévulose ; dans ce cas, le pouvoir réducteur, après traitement par les acides forts dilués (R_3) est le même qu'après hydrolyse par sucrase : $R_2 = R_3$.

Les méthodes permettant d'apprécier les proportions relatives de ces trois sucres dans leurs mélanges ont été maintes fois exposées (H. COLIN [18]). Mais quand la liqueur renferme en plus quelqu'autre glucide non tributaire de la sucrase, R_3 est supérieur à R_2 . Il y a lieu alors d'apporter quelques modifications à la marche générale de l'analyse.

Il faut avant tout isoler le glucide inconnu à l'état cristallisé pour l'identifier. Cela fait, il reste à établir une méthode rapide de dosage permettant de suivre les variations de ce principe dans les organes végétaux où sa présence a été reconnue.

Cette difficulté se présente précisément pour les analyses de *Haricot* et de *Bolbostemma* : la première de ces plantes renfermant du stachyose, la seconde du maltose ; voici de quelle façon nous l'avons résolue :

a) *Mélange de stachyose, de saccharose et de sucres réducteurs.* — Le stachyose, comme l'a montré Ch. TANRET [86_a], est un tétrasaccharide qui se dédouble, sous l'action des acides faibles ou de la sucrase, en une molécule de manninotriose et une molécule de lévulose. On obtient le même résultat en traitant ce sucre à l'ébullition pendant quelques minutes par les acides forts très dilués ; mais, si l'attaque est prolongée, le manninotriose se scinde, à son tour, en deux molécules de galactose et une molécule de glucose. L'hydrolyse totale du stachyose est donc représentée par l'équation :



Aussi un extrait de plante renfermant du stachyose déjà hydrolysé par la sucrase verra-t-il son pouvoir réducteur augmenter de façon notable sous l'action prolongée de l'acide chlorhydrique

dilué. Par contre, son pouvoir rotatoire diminuera, les produits de l'hydrolyse totale du stachyose ayant un pouvoir rotatoire moyen $[\alpha_D] = + 30.9$, très inférieur à celui du mélange équimoléculaire de lévulose et de mannitriose $[\alpha_D] = + 99.3$.

L'hydrolyse du stachyose sous l'action des acides forts est incomparablement plus pénible que celle du saccharose ; pour qu'elle soit totale, il faut plusieurs heures de chauffe en présence d'acide chlorhydrique N/5. Ce traitement a l'inconvénient d'altérer les produits d'hydrolyse, le lévulose surtout (1) ; aussi, dans la pratique, est-il préférable d'opérer l'hydrolyse du mannitriose au moyen de l'émulsine des amandes (VINTILESCO [89]), surtout si l'on a à doser le stachyose dans un extrait renfermant, en outre, des hexoses et du saccharose.

L'essentiel est de remarquer que la différence $R_3 - R_2$ représente le pouvoir réducteur total des produits de l'hydrolyse complète du stachyose, diminué de celui du mélange équimoléculaire de lévulose et de mannitriose résultant du dédoublement du tétrasaccharide par la sucrase.

Soit une solution de stachyose pur à 1 %, son pouvoir réducteur est nul, observée au tube de 2 dm. et à la température de 15° elle dévie la lumière polarisée à $+ 2.97$. On la soumet à l'action de la sucrase, il se forme 0 gr. 270 de lévulose et 0 gr. 755 de mannitriose, la déviation polarimétrique devient $+ 2.02$, le pouvoir réducteur est égal à celui d'une solution de glucose à 0 gr. 519 % (2).

On fait agir ensuite l'émulsine jusqu'à hydrolyse complète du mannitriose. On a, dès lors, un mélange de lévulose (0 gr. 270), de glucose (0 gr. 270) et de galactose (0 gr. 540), dont le pouvoir réducteur est sensiblement égal à celui de 1 gr. 08 de glucose et donnant au tube de 2 dm. une déviation de $+ 0.66$.

La différence $R_3 - R_2$ pour une solution de stachyose à 1 gr. % étant $1.080 - 0.519 = 0.561$, il suffira donc, pour connaître la teneur

(1) Ch. TANRET [86b] a. observé qu'après 3 heures d'ébullition avec SO_4H_2 à 3 % le pouvoir rotatoire $[\alpha_D]$ du galactose tombe à $+ 77.5$, celui du glucose à $+ 50$, celui du lévulose devient $- 63.2$, après 2 heures de chauffe seulement, $- 55$ après 3 heures et $- 45$ après 4 heures.

(2) Un gramme de mannitriose réduit comme 0,33 de glucose, en sorte que le pouvoir réducteur du mélange équimoléculaire de lévulose et de mannitriose est sensiblement la moitié de celui du glucose.

en stachyose d'une liqueur renfermant ce glucide seul ou en mélange avec du saccharose et des hexoses, de multiplier par le coefficient

$$\frac{1}{0,561} = 1,78 \text{ l'augmentation du pouvoir réducteur exprimée en}$$

glucose que provoque l'émulsine ou les acides forts sur cette liqueur préalablement traitée par la sucrase.

Lorsque le saccharose est accompagné de stachyose, il est bien évident qu'on ne peut calculer la proportion du sucre de canne qu'une fois connue celle du tétrasaccharide, car, dans la différence $R_2 - R_1$, il faut tenir compte du lévulose enlevé au stachyose par la sucrase ainsi que de la réduction due au manninotriose.

Comme une molécule-gramme de stachyose, 666, donne, sous l'action de l'invertine, 684, du mélange équimoléculaire de mannino-

triose et de lévulose réduisant sensiblement comme $\frac{684}{2}$ de glucose,

on multipliera la quantité de stachyose trouvée auparavant par le

$$\text{rapport } \frac{342}{666} = 0,513 \text{ et l'on soustraira le nombre obtenu de la}$$

différence $R_2 - R_1$; le résultat final multiplié par 0,95, pour tenir compte de l'eau d'hydrolyse, donnera la teneur en saccharose.

b) *Mélange de maltose, hexoses et saccharose.* — Rien de plus simple que de titrer une solution de maltose pur, ce sucre étant directement réducteur, il suffit de doser par la méthode de G. BERTRAND [9_a] et de se reporter aux tables dressées par cet auteur. Mais lorsque le maltose est accompagné d'hexoses et de saccharose, comme il arrive dans notre cas, comment l'évaluer indépendamment des autres glucides ?

L. LE GRAND [50] a préconisé pour le dosage des disaccharides réducteurs, lactose et maltose en présence d'hexoses, l'emploi simultané des liqueurs de Barfoed et de Fehling. L'acétate de cuivre, en solution acétique, n'est réduit ni par le sucre de lait ni par le maltose, alors qu'il l'est par les autres sucres réducteurs; la liqueur cuprosodique, au contraire, est attaquée à la fois par les hexoses et par les disaccharides réducteurs. Après avoir dosé d'abord la totalité des sucres par la liqueur de Fehling, puis les hexoses par la liqueur de Barfoed, on doit théoriquement connaître par différence la quantité de maltose présent.

En réalité, ce dernier sucre n'est pas complètement sans action sur la liqueur cupro-acétique, il la réduit faiblement (NOTTIN [63]).

Il n'est pas non plus sans inconvénient de calculer le maltose par différence entre les résultats obtenus par deux sortes de manipulations non identiques bien qu'assez voisines ; les chances d'erreur sont plus grandes que si l'on parlait de dosages effectués dans des conditions tout à fait semblables.

La méthode de LE GRAND est donc peu indiquée pour apprécier de faibles quantités d'hexoses à côté de masses de maltose. Il serait encore plus imprudent de se baser sur elle pour caractériser des traces de maltose dans un mélange complexe.

Enfin, il faut encore ajouter qu'en présence de sels alcalins ou alcalino-terreux, aux concentrations supérieures à 1 pour 1000, la liqueur de Barfoed à l'ébullition précipite de l'acétate basique de cuivre et qu'alors la liqueur n'est plus réduite par le sucre (LE GRAND, [50]).

Pour toutes ces raisons il convenait de s'adresser à une méthode plus simple.

Un procédé biochimique assez exact, mais long pour doser le maltose en milieu complexe, consiste à ensemençer les liqueurs étudiées avec une levure incapable d'utiliser le maltose, tout en consommant les autres sucres. La différence entre le pouvoir réducteur d'un témoin stérilisé et celui de la solution fermentée permet de doser directement le maltose. Cette méthode n'a été utilisée ici qu'à titre de contrôle (1).

Il est infiniment plus simple de déduire la teneur en maltose de l'augmentation du pouvoir réducteur à la suite de l'addition de maltase (2). Nous nous sommes servi à cet effet de la poudre fermentaire préparée avec le mycélium du *Mucor* Boulard. Celle-ci renfermant en outre de la sucrase ne doit être utilisée que sur des liqueurs préalablement traitées par l'invertase.

(1) Les levures suivantes remplissent cette condition : *Saccharomyces Marxianus* Hansen, *Willia anomala* Steuben, *Willia Saturnus* Klöcker, *Saccharomycodes Ludwigii* Hansen. Trois de ces levures nous ont été aimablement procurées par M. Guilliermond, à qui nous adressons nos remerciements.

(2) Ici encore l'emploi des acides forts est à rejeter : l'hydrolyse du maltose nécessite une attaque énergique qui ne va pas sans altération des autres glucides.

Pour estimer à quelles quantités de maltose correspondent les diverses valeurs de la différence $R_3 - R_2$ (R_3 étant le réducteur après traitement par la poudre de *Mucor* et R_2 le réducteur après action de la sucrase), le mieux est de construire une courbe en utilisant les tables établies par G. BERTRAND [9_a] pour le maltose et le glucose. Un exemple montrera comment peut se calculer chaque point de cette courbe. Soient 10 mgr. de maltose anhydre: d'après les tables, ils précipitent directement 11 mgr. 2 de Cu (r_2) ; la poudre de *Mucor* les transforme en 10 mgr. de glucose donnant 21 mgr. 4 de Cu (r_3). L'hydrolyse de 10 mgr de maltose se traduit donc par un accroissement du pouvoir réducteur ($r_3 - r_2$) égal à 10 mgr 2 de Cu. En continuant de même pour des poids connus de maltose compris dans les limites de sensibilité de la méthode de BERTRAND on peut dresser la table suivante donnant immédiatement pour certaines valeurs de la différence $r_3 - r_2$, les quantités correspondantes de maltose :

$r_3 - r_2$	maltose	$r_3 - r_2$	maltose
10,2 mgr.	10 mgr.	49,8 mgr.	55 gr.
15,2 »	15 »	52,4 »	60 »
20,0 »	20 »	56,0 »	65 »
24,3 »	25 »	59,2 »	70 »
28,7 »	30 »	61,5 »	75 »
32,8 »	35 »	65,6 »	80 »
37,2 »	40 »	68,4 »	85 »
41,0 »	45 »	71,4 »	90 »
44,9 »	50 »	74,4 »	95 »

Les chiffres intermédiaires se trouvent facilement par interpolation ou plus simplement en utilisant un graphique coté établi une fois pour toutes au moyen de ces données.

On peut ainsi connaître, avec une approximation suffisante pour des recherches physiologiques, la teneur en maltose de liqueurs renfermant ce sucre en mélange avec des hexoses ou avec d'autres glucides plus condensés, à condition qu'ils soient respectés par la poudre de *Mucor*, ou en cas contraire, qu'ils aient été hydrolysés préalablement par des ferments appropriés.

Enfin on peut vérifier les résultats obtenus par voie chimique au moyen du polarimètre. Pour connaître le pourcentage en maltose d'une solution il suffit de diviser la différence observée au tube de 2 dm (α_2 étant la déviation lue après action de la sucrase et α_3

la déviation après hydrolyse par la maltase) par le coefficient 1,5048 qui est le changement de déviation se produisant dans l'hydrolyse d'une solution à 1 % de maltose pur.

Quant au dosage polarimétrique du saccharose accompagnant le maltose, il ne présente aucune difficulté : en divisant, comme dans le cas général, $\alpha_1 - \alpha_2$ par 1,8498 — 0,058 t on obtient le pourcentage en sucre de canne.

Pour ce qui est des hexoses libres, on peut les apprécier en bloc, le maltose une fois connu, en retranchant de la réduction initiale r_1 la part qui revient au maltose.

c) *Recherche des pentoses.* — La plupart des traités classiques enseignent que les pentoses ne se montrent jamais à l'état libre chez les plantes mais qu'ils s'y trouvent seulement engagés dans les molécules de polyoses complexes comme les gommés et les pentosanes. Néanmoins, en 1916, DAVIS et SAWYER [27] signalaient, dans les feuilles de Pomme de terre et de Betterave, la présence de pentoses libres dont la proportion ne descendrait guère au dessous de 1/20 et pourrait s'élever jusqu'à 1/10 et même 1/4 du sucre total.

Il y avait donc lieu de contrôler cette assertion : car si le réducteur présent dans les tissus des limbes et des pétioles n'est pas constitué uniquement de glucose et de fructose comme on le croyait jusqu'alors, mais comporte en outre de l'arabinose ($\alpha_D = +102,6$) ou du xylose ($\alpha_D = +18,8$) en proportion aussi importante que l'affirment les auteurs anglais, il n'est pas possible de calculer au moyen des données polarimétriques le rapport : $\frac{\text{glucose}}{\text{fructose}}$. La valeur de ce quotient est une donnée de première importance dans les questions qui nous occupent, aussi avons-nous tenu à vérifier de très près les assertions des auteurs anglais.

Disons, sans plus attendre, que nous ne saurions les contresigner. Les pentoses, s'ils existent à l'état libre dans la feuille de Pomme de terre, ne s'y trouvent jamais qu'en doses infimes.

DAVIS et SAWYER dosent comme pentoses, dans les extraits alcooliques des feuilles, tout ce qui réduit la liqueur cupro-sodique après action des levures ordinaires de brasserie ou de boulangerie ; les résultats ainsi obtenus correspondraient, au cinquième près, à ceux que donne le procédé KROEBER-TOLLENS qui consiste,

comme chacun sait, à peser, à l'état de phloroglucide, le furfurol produit dans l'attaque des sucres par l'acide chlorhydrique.

Ces méthodes ne sont pas contestables dans leur principe ; reste à savoir si elles comportent le degré d'exactitude qu'on leur prête. Les levures communes ne touchent pas aux pentoses, c'est entendu ; il n'empêche qu'un résidu de fermentation est un milieu complexe qui peut renfermer d'autres substances réductrices que les pentoses. Quant au produit de condensation du furfurol et de la phloroglucine, il se présente sous forme d'une matière résineuse, de couleur foncée, sans aucune propriété saillante, au point que bien des auteurs remplacent désormais la phloroglucine par la semi-oxamide ou l'acide barbiturique.

Rien ne saurait dispenser, dans ces sortes d'analyses, de caractériser les produits par leurs réactions spécifiques.

Il n'est pas facile de reconnaître directement, à côté d'une masse de sucre interverti, la présence de petites quantités de pentoses, la coloration bleue typique que donnent ces derniers avec l'orcin chlorhydrique (G. BERTRAND [9_b]) se trouvant plus ou moins masquée par la coloration rouge due à l'action du réactif sur les hexoses. Cependant, même dans ces conditions, le procédé au β -naphthol (P. THOMAS [88]) permet encore d'apercevoir les pentoses.

Le plus sûr, en pareil cas, est de doser le furfurol résultant de l'attaque du mélange par l'acide chlorhydrique. Sans doute, les pentoses ne sont pas seuls à fournir de l'aldéhyde furfurique, mais les hexoses en produisent si peu qu'aucune confusion n'est possible.

Pour évaluer de petites quantités de furfurol, rien ne vaut le procédé colorimétrique si parfaitement mis au point par FLEURY et POIROT [31].

Le matériel était fixé, séance tenante, par l'alcool bouillant, pour être ensuite, en même temps que l'extrait alcoolique, desséché vers 100°. On épuisait alors par l'alcool à 96° à l'ébullition, et, après concentration des liqueurs sous pression réduite, défécation complète à l'extrait de Saturne, élimination de l'excès de plomb par l'acide sulfurique, les sucres étaient dosés avant et après inversion.

La recherche des pentoses se faisait par la réaction au β -naphthol et par le procédé au furfurol.

Dans un cas comme dans l'autre, les opérations étaient effec-

tuées tout d'abord, sur les liqueurs telles quelles, puis en présence de quantités croissantes d'arabinose, et de xylose. Dans ces conditions, il était aisé de déterminer par comparaison le rapport pondéral des pentoses libres aux hexoses ou plus exactement une limite supérieure de ce rapport.

La réaction au β -naphtol est des plus faciles. Dans un tube à essai, on verse 3 ou 4 cm³ d'une solution sulfurique du produit (0 g. 3 de β -naphtol dans 100 cm³ de SO⁴H² pur et concentré) et l'on dépose au-dessus avec précaution, pour éviter le mélange, 1 cm³ environ de la solution à étudier. La présence de pentoses libres, même à la faible concentration de 1, 2 décigrammes par litre, provoque, à la surface de séparation des deux liquides, la formation d'un anneau bleu ; les autres sucres ne donnent rien de tel.

La méthode au furfural comporte tout d'abord l'attaque de la matière sucrée par l'acide chlorhydrique ($D = 1,06$), l'aldéhyde furfurique passe à distillation ; on arrête l'opération dès que le distillat ne colore plus l'acétate d'aniline. Il convient, pour éviter de trop grandes dilutions, d'employer une colonne à fort pouvoir séparateur. Le furfural est dosé par le procédé colorimétrique à l'orcine. On introduit dans une éprouvette 4 cm³ de réactif acéto-orcinique (orcine 1 gr., acide acétique cristallisable exempt de furfural 1.600 cm³) et l'on ajoute rapidement 5 cm³ d'acide chlorhydrique ($D = 1,19$) renfermant des traces de perchlorure de fer. On porte ensuite au Bain-Marie bouillant, exactement une minute, après quoi on laisse reposer durant une demi-heure ; c'est alors que la coloration présente le maximum d'intensité.

2. — Analyse de l'Extrait aqueux.

Recherche des dextrines. — Le matériel complètement débarrassé des glucides solubles dans l'alcool est mis en présence d'eau glacée sous toluène de façon à solubiliser les dextrines, s'il y en a, sans que l'amidon soit touché.

L'eau tiède est à proscrire car on risquerait de dissoudre des traces de la matière amylacée qui, chez certaines plantes, se montre friable à la suite du traitement par l'alcool bouillant. Après une défécation complète qui élimine les gommés, l'extrait aqueux est examiné au polarimètre et l'on recherche son pouvoir réducteur

après action de l'acide chlorhydrique ou mieux encore de la poudre de *Mucor*. Dans ces conditions, même de faibles quantités de dextrines ne sauraient passer inaperçues.

3. — Dosage de l'Amidon.

Pour terminer, la pulpe résiduelle est reprise par l'eau distillée et portée une heure à l'autoclave sous 2 atmosphères afin de faire passer l'amidon à l'état d'empois, même s'il est enfermé dans des tissus peu perméables. L'addition d'amylase, bien exempte de sucres réducteurs (1), détermine la solubilisation rapide de la matière amylacée. Après défécation, l'hydrolyse est complétée par l'acide chlorhydrique à 2 % ; elle est terminée lorsque le pouvoir réducteur reste constant et que le pouvoir rotatoire $[\alpha_D] = + 52^{\circ},5$.

(1) Nous avons utilisé la Super-rapidase. C'est une amylase d'origine végétale, très active, même à la température ordinaire, préparée industriellement pour liquéfier les apprêts des tissus. Son action hydrolysante ne descend guère au-dessous du stade dextrines incolores. La Société « Rapidase » de Seclin (Nord) a mis gracieusement à notre disposition la Super-rapidase nécessaire à nos recherches

CHAPITRE PREMIER

LA GENÈSE DE L'AMIDON DANS LA POMME DE TERRE

On s'étonnera de ne trouver aucun travail biochimique abordant, dans son ensemble, le problème de l'amylogénèse chez la Pomme de terre. Il faut remonter à J. SACHS [76_a] et moins anciennement à H. DE VRIES [92] pour voir traiter la question d'un point de vue général ; du reste c'est occasionnellement que ces auteurs ont été amenés à s'en occuper, le premier en cherchant à déterminer quelles substances sont utilisées par les plantes pour l'édification des membranes celluloses, le second en étudiant la biologie générale de la Pomme de terre en vue de la culture rationnelle de cette plante.

Il y a peu à retenir ici des travaux de ces deux auteurs, les techniques histochimiques qu'ils utilisèrent exclusivement ne pouvant donner que des résultats très limités. Ils n'en eurent pas moins le mérite de montrer que l'amidon mis en réserve dans le tubercule de la Pomme de terre provient en définitive des granules amylacés élaborés par le limbe, solubilisés ensuite et acheminés par la pétiole, la tige et les stolons jusqu'aux tubercules.

SACHS (1) pensait que la forme de transport de l'amidon est du sucre réducteur, mais il se désintéressait de la nature exacte de celui-ci

(1) « Je ferai observer, écrit-il, que, par l'expression sucre de raisin ou simplement sucre, j'entends une substance dissoute dans le suc cellulaire, réduisant aisément l'oxyde de cuivre et facilement soluble dans l'alcool ; cette substance, il est vrai, ne correspond pas toujours exactement au sucre de raisin ou glycose des chimistes, mais pour l'objet que nous poursuivons ici la différence est sans importance ». (SACHS, *Traité de Botanique*, traduit par Ph. VAN TIEGHEM, 1834).

Il entrevoyait (1) déjà la loi précisée plus tard par L. MAQUENNE [55_b] sous l'énoncé suivant : *Tout corps soluble peut s'accumuler en un point de l'organisme vivant quand sa formation en ce point donne lieu à un abaissement de la pression osmotique.*

Quant à DE VRIES, il voyait également dans le ou les sucres présents dans les différents organes de la Pomme de terre, la forme de transport de la matière amylacée fabriquée dans le mésophylle foliaire : mais il se désintéressait, lui aussi, de l'identité chimique des glucides qui remplissent ce rôle.

Plus récemment, divers auteurs, que nous citerons au cours de cet exposé, ont étudié de près telle ou telle particularité de l'amylogénèse, il restait toutefois à reprendre la question dans son ensemble, à identifier et à doser les glucides qui se rencontrent dans les différents organes de la plante aux époques successives de la végétation.

A. — Glucides des Feuilles.

Il n'y a rien à ajouter aux observations des anciens auteurs relativement à l'amidon chlorophyllien des feuilles de Pomme de terre. Les granules sont répartis dans le mésophylle et, comme l'ont décrit SACHS et DE VRIES, dans l'endoderme des nervures.

L'amidon est toujours accompagné de saccharose (1), en quantité appréciable, et de sucre réducteur. Ici, de même que dans la feuille de Betterave, le sucre de canne paraît bien se former de prime saut à la lumière et non par condensation des hexoses. Lorsqu'on détermine d'heure en heure la composition du mélange de sucres présents dans le limbe, on voit les teneurs en saccharose augmenter rapidement dès le lever du jour, sans que les concentrations en sucre réducteur varient sensiblement. (DAVIS et SAWYER [27]).

Dans la plupart des plantes, le réducteur libre des feuilles

(1) « On comprend ainsi, dit SACHS ([76_c] p. 420), (à propos de la condensation des sucres en amidon) comment la grande quantité de sucre qui est produite dans la tige de la pomme de terre par l'assimilation des feuilles s'accumule peu à peu dans les tubercules s'il ne se transformait pas à mesure en amidon, il n'en pourrait arriver qu'une quantité proportionnelle à la concentration de la sève dans la tige et dans le tubercule. »

(1) Signalé déjà par KAYSER [45], SCHULZE et FRANKFURT [81], A. GIRARD [37_a].

est formé de glucose et de lévulose. Les feuilles de Pomme de terre ne font pas exception. Il ne s'y trouve pas de maltose ; le pouvoir réducteur des extraits alcooliques hydrolysés par la sucrase n'augmente pas sensiblement sous l'action de la maltase ou des acides forts étendus à l'ébullition ; de plus la fermentation de ces extraits laisse un résidu identique, que la levure employée à cet effet secrète ou non de la maltase.

DAVIS et SAWYER ont signalé, dans les feuilles de Pomme de terre, la présence de pentoses libres dont la proportion pourrait atteindre 1/10 et même 1/4 du sucre total. Nos analyses n'ont pas confirmé ce résultat.

Les extraits à l'alcool fort de limbe ou de pétiole de Pomme de terre, préparés suivant la technique indiquée précédemment, ne donnent jamais la réaction des pentoses au β -naphtol. Traités par les acides à l'ébullition, ils ne livrent pas de furfurool ou tout au plus des traces. Il en va tout autrement dès qu'on y ajoute des quantités minimales de xylose ou d'arabinose. (H. COLIN et R. FRANQUET [21_b]).

Nous sommes à même d'affirmer que, dans les feuilles de Pomme de terre, le rapport pondéral des pentoses au sucre total est inférieur à 3/100 ; on peut lui assigner les limites supérieures que voici :

Limbe	{	—————0,017 (orcine)
		—————0,022 (β -naphtol)
Pétiole	{	—————0,017 (orcine)
		—————0,022 (β -naphtol)

Nous sommes loin des résultats obtenus par les auteurs anglais. Les pentoses libres, s'il en existe dans les feuilles de Pomme de terre, ne s'y trouvent qu'en infime proportion et ne sauraient donc exercer une action appréciable sur les données polarimétriques.

Le pétiole de la feuille de Pomme de terre renferme les mêmes glucides que le limbe. On y trouve un peu d'amidon localisé autour des faisceaux, du saccharose et du sucre réducteur. Il faut noter seulement que le rapport pondéral du réducteur au sucre de canne est beaucoup plus élevé que dans le limbe : ce qui montre que le saccharose ne cesse de s'hydrolyser en s'acheminant vers la tige. De

Tableau I. — Glucides des Feuilles

Variétés	Dates	Organes analysés	$[\alpha_1]$	H	S	A	R/S	G/F
Fin de Sièc.e	24, V	L	—	0,32	0,35	0,27	0,91	—
		P	—	0,24	0,04	traces	6,00	—
	18, VI	L	+ 21	0,19	0,51	0,92	0,37	—
		P	+ 54	0,20	0,08	0,21	2,50	14,21
	30, VI	L	+ 42	0,17	0,29	0,75	0,58	1,69
		P	+ 43	0,24	0,17	traces	1,41	3,67
	22, VII	L	+ 34	0,25	0,45	0,97	0,55	0,74
		P	+ 18	0,30	0,21	0,12	1,43	1,35
	9, VIII	L	+ 16	0,43	0,80	0,82	0,52	0,14
		P	+ 20	0,39	0,13	0,23	3,00	1,73
	20, VIII	L	+ 28	0,45	0,76	0,25	0,59	0,54
		P	+ 23	0,54	0,15	0,08	3,60	2,41
Saucisse rouge	28, V	L	+ 25	0,18	0,21	0,35	0,86	1,06
		P	—	0,19	0,06	0,10	3,00	—
	20, VI	L	+ 24	0,25	0,45	0,58	0,56	0,44
		P	—	0,22	traces	0,37	$+\infty$	—
	21, VII	L	+ 19	0,26	0,30	0,86	0,87	0,39
		P	+ 21	0,25	0,13	0,57	1,92	1,79
	8, VIII	L	+ 29	0,40	0,63	1,75	0,63	1,75
		P	+ 31	0,10	0,10	0,45	1,00	0,45
	8, IX	L	+ 8	0,51	0,45	0,63	1,13	0,67
		P	+ 29	0,23	0,33	1,96	0,70	3,37
Early rose	28, VII	L	+ 34	0,13	0,54	0,62	0,24	0,06
		P	+ 49	0,09	0,04	0,12	2,25	9,40
	2, VIII	L	+ 40	0,13	0,40	0,25	0,33	0,64
		P	+ 37	0,17	0,17	0,14	1,00	2,32
Géante bleue	28, V	L	—	0,10	0,07	0,30	1,43	—
		P	—	0,18	0,04	traces	4,50	—
	9, VI	L	+ 31	0,16	0,29	1,11	0,55	0,68
		P	+ 31	0,08	0,07	0,74	1,14	3,43
	17, VI	L	+ 18	0,23	0,36	0,89	0,64	0,49
		P	+ 22	0,18	0,11	0,57	1,63	1,87
	8, IX	L	+ 33	0,17	0,33	traces	0,51	1,44
		P	+ 14	0,28	0,41	3,34	0,68	1,2

N.B. — L = Limbe. P = Pétiole

plus, le sucre réducteur est formé *surtout de glucose dans le pétiole*, tandis que, dans le *limbe*, il est plus riche en fructose.

Dans le tableau I et dans ceux qui suivent au cours de ce chapitre $[\alpha]$ est le pouvoir rotatoire direct du contingent glucidique soluble ; les lettres H, S, A, désignent les pourcentages, par rapport au poids frais, des hexoses, du saccharose et de l'amidon ; R/S est le quotient des teneurs en hexoses et en saccharose ; G/F est le rapport du glucose au lévulose dans le réducteur (1).

On serait dans l'erreur en s'imaginant que l'amidon, pour émigrer vers les tubercules, ne subit d'autre transformation qu'une liquéfaction qui l'amène à l'état de dextrine. La dégradation est beaucoup plus profonde et ne s'arrête pas même au maltose. Il y a des années que ce détail intrigue les Physiologistes: d'où leur obstination à rechercher, dans les feuilles, les intermédiaires entre l'amidon et le glucose.

On ne saurait, à ce propos, passer sous silence les observations de DAVIS et SAWYER [27]. Ces auteurs ont bien constaté l'absence constante du maltose dans la feuille de la Pomme de terre ; mais ils y ont trouvé des dextrines, en faible proportion il est vrai, et seulement en fin de journée. C'est uniquement entre 16 h. et 20 h. qu'ils auraient entraîné par l'eau, à partir de limbes préalablement épuisés par l'alcool, de petites quantités d'une substance dextrogyre transformable en glucose sous l'action de la Taka-diastrase et non précipitable par l'extrait de Saturne. S'agissait-il de véritables dextrines

(1) Rappelons pour mémoire que

$$G/F = \frac{[\alpha]f + [\alpha']}{[\alpha'] - [\alpha]g}$$

Dans cette formule $[\alpha']$ est le pouvoir rotatoire du réducteur ; $[\alpha]g$ est celui du glucose et $[\alpha]f$ celui du fructose.

Dans un mélange de réducteur et de saccharose, la valeur du pouvoir rotatoire du sucre réducteur est donnée par la formule :

$$[\alpha'] = \frac{100 \alpha'}{1 \pi} - \frac{66,5 \pi}{\pi'}$$

α' étant la déviation initiale observée au tube de 2 dm., π étant le poids de réducteur contenu dans 100 cm³ de la liqueur et π' celui du saccharose.

H. COLIN [18e] a publié des tables à double entrée qui permettent de lire immédiatement la valeur du rapport G/F lorsqu'on connaît le pouvoir rotatoire $[\alpha']$ du réducteur, pour les températures comprises entre 0° et 25°.

ou d'amidon soluble ? Les chimistes de Rothamsted ne se sont pas prononcés à ce sujet (1).

Ces résultats étaient trop importants pour que nous ne les ayons pas contrôlés avec le plus grand soin.

Comme DAVIS et SAWYER nous avons bien constaté la présence, dans les extraits aqueux de feuilles de Pomme de terre, de substances gommeuses précipitables en totalité par l'acétate de plomb ; toutefois nous n'avons jamais pu y déceler la moindre trace de dextrines. Après défécation, ces liqueurs étaient toujours sans action sur la lumière polarisée et l'amylomaltase n'y déterminait l'apparition d'aucun corps réducteur.

Nous donnons ici, à titre d'exemple, le détail de l'une de nos analyses : elle a été effectuée dans des conditions se rapprochant aussi près que possible de celles dans lesquelles avaient opéré les auteurs anglais ; le 16 juillet, nous avons prélevé des lots de feuilles sur des pieds d'Early rose, de quart d'heure en quart d'heure, entre 16 h. et 19 h., c'est-à-dire pendant la période de la journée où il y aurait des dextrines dans ces organes. Limbes et pétioles étaient jetés séparément et séance tenante dans l'alcool bouillant. La totalité de ces récoltes successives était portée à l'étuve à 110° jusqu'à dessiccation et réduite en poudre, l'alcool de fixation ayant été préalablement concentré sous pression réduite. A ces précautions près, empruntées à la technique suivie par DAVIS et SAWYER, la suite des manipulations était conforme aux indications générales données dans le chapitre « Technique » de notre mémoire.

(1) Voici les pourcentages respectifs des différents glucides que les auteurs anglais ont observés dans la feuille de Pomme de terre aux heures où celle-ci renfermerait des dextrines :

Heures de la récolte	Saccharose		Hexoses		Maltose		Amidon sol.		Amidon	
	S	F	S	F	S	F	S	F	S	F
16 h.	3,45	0,49	0,93	0,13	0	0	0,58	0,08	1,56	0,22
18 h.	3,34	0,47	1,27	0,18	0	0	1,00	0,14	5,95	0,84
20 h.	2,73	0,38	1,22	0,17	0	0	0,36	0,05	1,61	0,23

N. B. — Les valeurs placées sous la rubrique S, sont rapportées à 100 du poids sec et sous F., à 100 du poids frais.

Les chiffres donnés par DAVIS et SAWYER se rapportent à 100 du poids sec ; de ces valeurs nous avons tiré celles qui correspondent à 100 gr. d'organe frais en admettant que les limbes frais contiennent 85,79 % d'eau afin de faciliter la comparaison avec nos résultats.

RECHERCHES DE DEXTRINES DANS LA FEUILLE D'EARLY ROSE
le 16 juillet entre 16 h. et 19 h.

Poids frais du matériel traité :	Limbe 1.000 gr.	Pétiole 600 gr.
a) Extrait Alcoolique		
volume :	500 cc.	500 cc.
composition glucidique pour 100 cc. de cet extrait	réducteur initial 0,16 réducteur après sucrase 0,80 réducteur après HCl 0,81	0,13 0,18 0,18
a) Extrait Aqueux		
Volume après concentration.....	Limbe 200 cc.	Pétiole 150 cc.
On s'assure d'abord par un dosage après action de la sucrase que les hexoses et le saccharose ont bien été entraînés en totalité par l'alcool.....	r = 0 / 5 cc	r = 0 / 10cc.
On hydrolyse en bloc par HCl.....	r = 86 / 5cc	r = 70 / 10cc
Pour connaître ce qui revient aux dextrines dans les principes hydrolysés par HCl on fait agir pendant 20 jours à 37°, 0 gr. 40 d'amylodiastase très active sur 10 cc. de chacun des extraits ; on en ajoute autant à 10 cc. d'eau distillée pour connaître la quantité de sucre apportée par la poudre fermentaire	Témoin	Limbe Pétiole
on trouve :	r = 20 / 10cc	r = 22 / 10cc r = 21 / 10cc
Le minime écart qu'on constate entre ces trois valeurs est de l'ordre de grandeur des erreurs de lecture de volumes et pourrait même à la rigueur s'expliquer par une légère dégradation des gommés car ces principes ne sont pas complètement insensibles à l'action d'un certain nombre de poudres fermentaires comme l'a montré VOSKRESSENSKY [91]. Pour éviter cette incertitude, il n'y a qu'à déféquer l'extrait aqueux avant de faire agir la poudre d' <i>Aspergillus Orizae</i> .	Témoin	Limbe Pétiole
Après addition de 0 gr. 40 de poudre fermentaire et un séjour de 20 jours à l'étuve		
on trouvait :	r = 20 / 20cc	r = 19 / 20cc r = 20 / 20cc
Les extraits ainsi déféqués ne déviaient pas la lumière polarisée.		

Dans chacune des analyses de feuilles de pomme de terre citées au cours de ce chapitre, il a été procédé à la recherche des dextrines et, pas plus que dans l'exemple précédent, nous n'avons trouvé trace de dextrines.

B. — Glucides de la tige.

Après leur passage à travers le pétiole, les glucides élaborés par la feuille parviennent à la tige sous forme de réducteur, de glucose surtout, et d'un peu de saccharose. On peut se demander si l'hydrolyse déjà très avancée, que l'on observe dans le pétiole, va se parachever dans la tige ou si, au contraire, les sucres, durant leur migration le long de cet organe, ne vont pas se condenser progres-

sivement pour parvenir au tubercule à l'état de dextrines proches de l'amidon.

Pour éclaircir ce point, le mieux est d'examiner la tige à différents niveaux ; c'est pourquoi nous avons analysé séparément sa partie aérienne, divisée elle-même en moitié supérieure et moitié inférieure, et enfin sa portion, longue d'une dizaine de centimètres seulement, qui se trouve enfouie dans le sol.

Nous nous sommes appliqués en vain à découvrir, dans la tige, les indices d'une condensation progressive, si faible fût-elle, des sucres à l'état d'amidon. On n'y trouve rien de plus que dans le pétiole : du sucre réducteur, du saccharose et, par endroits, de petits grains d'amidon. *Les dextrines et le maltose font défaut et cela non seulement dans la partie aérienne, mais encore dans la région souterraine où naissent les stolons.*

A souligner, durant la période active de la végétation, l'importance croissante du saccharose relativement au réducteur lorsqu'on parcourt la tige de haut en bas. Si KAYSER [45] ne trouvait guère que du réducteur dans le jus de presse des tiges de Pomme de terre, c'est que le saccharose était hydrolysé au cours des manipulations, les ferments des tissus n'ayant pas été préalablement détruits. Jamais nous n'avons vu le sucre de canne faire totalement défaut dans la tige, comme l'indique cet auteur.

La prédominance du saccharose à la base de la tige est d'autant plus remarquable que celle-ci est alimentée en glucides non seulement par la partie aérienne, mais encore, pendant un certain temps, par le tubercule-mère, lequel lui délivre du sucre réducteur principalement.

La tige de la Pomme de terre, avons-nous dit, renferme aussi de l'amidon, mais ce n'est qu'en quantités très minimes, du moins durant la plus grande partie de son existence, comme l'avaient remarqué jadis SACHS et DE VRIES. L'examen microscopique montre que les granules amylicés n'existent généralement que dans le haut de la tige et se trouvent localisés dans l'endoderme et parfois dans le parenchyme cortical et médullaire, mais aux alentours immédiats des faisceaux libéro-ligneux. Ces grains sont minuscules et leur ensemble ne constitue qu'une masse infime d'amidon pratiquement indosable. En fin de saison, les tiges s'enrichissent en amidon. DE VRIES [92b] avait bien remarqué qu'à l'automne, tan-

dis, que les feuilles commencent à se dessécher, il est possible de voir se déposer des quantités massives d'amidon qui, par la suite, se solubiliserait en sucre pour s'acheminer vers les organes à réserves. L'analyse confirme parfaitement les observations de DE VRIES ; nous avons pu saisir ce phénomène fugace dans les tiges de la Saucisse rouge et de la Géante bleue. Du reste, la matière amylacée peut envahir ainsi non seulement le sommet de la tige mais encore les internœuds inférieurs et même les stolons ; en pareil cas, les tissus parenchymateux se montrent à l'examen microscopique bourrés de gros grains d'amidon semblables à ceux des tubercules.

Il faut sans doute voir là un processus destiné à rétablir l'équilibre osmotique compromis par l'arrivée brutale d'un excédent de sucres solubles. Tout se passe comme si la totalité des glucides des feuilles émigrerait d'un seul coup vers les tubercules. Peu après, en effet, la tige et les stolons vidés de tout leur contenu glucidique se dessèchent, seuls les tubercules subsistent à l'état de vie ralentie.

Dans le tableau II les chiffres 1, 2 et 3 désignent respectivement le haut, le bas et la partie souterraine de la tige.

C. — Glucides des stolons et des tubercules.

De bonne heure prennent naissance, sur la partie souterraine de la tige, de nombreux stolons qui porteront chacun un ou plusieurs tubercules. Il est intéressant de savoir si ces cordons se bornent à transporter tel quel le contingent glucidique que leur délivre la tige. Ce n'est pas ainsi qu'il en advient : le saccharose s'hydrolyse en passant de la tige dans les stolons, si bien que, dans ces derniers, la presque totalité des sucres solubles est constituée par du réducteur. Les stolons ne limitent pas leur activité au dédoublement du sucre de canne, ils remanient les produits de cette transformation. Les résultats de nos analyses ne laissent pas de doute à ce sujet ; grâce aux données qu'elles nous ont fournies, nous avons pu calculer que, durant la période active de la végétation, le glucose était toujours en excès sur le lévulose, dans le réducteur qui circule dans ces organes ; le rapport $\frac{\text{Glucose}}{\text{Fructose}}$ y est toujours supérieur à l'unité et peut atteindre des valeurs de l'ordre de dix.

Tableau II. — Glucides de la Tige

Variétés	Dates	Parties analysées	$[\alpha_1]$	H	S	A	R/S
Fin de Siècle	15, VI	1	+ 33	0,48	0,15	traces	3,20
		2	+ 38	0,38	0,22	0	1,73
		3	+ 40	0,15	0,45	traces	0,33
	18, VI	1	+ 27	0,28	0,11	traces	2,54
		2	+ 8	0,40	0,23	0	1,71
		3	+ 32	0,32	0,67	traces	0,46
	30, VI	1	+ 29	0,41	0,16	traces	2,56
		2	+ 27	0,19	0,26	0	0,73
		3	+ 48	0,23	0,49	0	0,45
	22, VII	1	+ 33	0,41	traces	traces	—
		2	+ 27	0,29	0,46	0	0,63
		3	—	0,22	0,43	traces	0,51
	23, VII	1	+ 33	0,62	0,22	traces	2,81
		2	+ 24	0,29	0,22	0	1,31
		3	+ 16	0,44	0,49	0	0,89
	9, VIII	1	+ 29	0,18	0,17	traces	1,06
		2	+ 37	0,13	0,23	0	0,56
		3	+ 41	0,15	0,29	0	0,52
	17, VIII	1	+ 19	0,65	0,32	traces	2,03
		2	—	0,19	0,22	0	0,86
		3	—	0,11	0,30	traces	0,37
	24, VIII	1	+ 23	0,79	0,27	0,09	2,93
		2	+ 14	0,12	0,29	0	0,41
		3	+ 38	0,17	0,49	traces	0,35
	5, IX	1	+ 17	0,66	0,24	0,17	2,75
		2	+ 16	0,22	0,18	0	1,22
		3	+ 38	0,16	0,20	0	0,80
	16, IX	1	+ 10	0,43	0,33	0,28	1,30
		2	+ 23	0,07	0,12	0	0,58
		3	+ 30	0,05	0,20	0	0,25
Early rose	16 VII	1	+ 31	—	0,15	traces	1,47
		2	+ 28	0,27	0,24	traces	1,13
		3	+ 11	0,3	0,29	traces	0,79

Tableau II. — Glucides de la Tige

Variétés	Dates	Parties analysées	$[\alpha_1]$	H	S	A	R/S
Saucisse rouge	11, VII	{ 1	+ 25	0,83	0,17	traces	4,88
		{ 2	—	0,81	0,11	0	1,64
		{ 3	+ 31	0,13	0,29	traces	0,45
	21, VII	{ 1	—	0,36	0,16	0,37	2,23
		{ 2	—	0,15	0,34	traces	0,44
		{ 3	—	0,09	0,56	traces	0,10
	8, IX	{ 1	—	0,14	0,26	2,49	0,54
		{ 2	+ 48	0,10	0,31	1,75	0,32
		{ 3	—	0,35	0,83	2,52	0,42
	12, X	{ 1	desséchée	—	—	—	—
		{ 2	desséchée	—	—	—	—
		{ 3	+ 45	0,13	0,05	0	2,60
Géante bleue	24, V	{ tige entière	—	0,20	0,06	traces	3,33
		{ 1	—	0,05	0,07	traces	0,71
		{ 2	+ 34	0,10	0,08	traces	1,25
	9, VI	{ 3	+ 45	0,40	0,23	0	1,74
		{ 1	+ 22	0,14	0,08	traces	1,75
		{ 2	+ 17	0,12	0,17	0	0,71
	27, VI	{ 3	+ 33	0,14	0,30	0	0,47
		{ 1	—	0,18	0,05	traces	3,60
		{ 2	+ 30	0,11	0,14	traces	0,79
	6, VII	{ 3	+ 33	0,13	0,14	traces	0,92
		{ 1	+ 30	0,31	0,33	traces	0,94
		{ 2	+ 47	0,09	0,11	traces	0,82
	13, VII	{ 3	+ 44	0,19	0,39	0	0,49
		{ 1	—	0,78	0,16	traces	4,88
		{ 2	—	0,56	0,46	traces	1,22
	21, VII	{ 3	—	0,59	0,40	traces	1,48
		{ 1	+ 54	0,23	0,33	traces	0,69
		{ 2	+ 60	0,13	0,54	traces	0,24
	8, VIII	{ 3	+ 61	0,09	0,39	0,47	0,23
		{ 1	+ 36	0,25	0,35	0,39	0,71
		{ 2	+ 31	0,15	0,22	traces	0,68
	24, VII	{ 3	+ 27	0,27	0,30	0,63	0,90
		{ 1	—	0,15	0,51	1,84	0,29
		{ 2	+ 25	0,24	0,25	0,57	0,96
	8, IX	{ 3	+ 33	0,32	0,51	traces	0,63

On trouve également, dans les stolons, de l'amidon mais en quantité minime ; ce n'est qu'à l'approche de la maturité des tubercules que les granules amy lacés y deviennent abondants. A ce moment, le rôle conducteur des stolons se ralentit ainsi qu'en témoigne leur pauvreté en glucides solubles, en fin de saison.

Le vieillissement des stolons se traduit surtout par la diminution de la teneur en réducteur de leurs tissus : la petite quantité de sucre de canne qu'ils renfermaient paraît s'évanouir moins rapidement.

Tableau III. — *Glucides des Stolons*

Variétés	Dates	$[\alpha_1]$	H	S	A	R/S	G/F
Fin de Siècle	18, VI	+ 50	1,06	0,27	traces	3,92	10,60
	28, VI	+ 30	1,34	0,18	traces	7,44	—
	30, VI	+ 33	0,79	0,28	0,08	2,82	3,22
	23, VII	+ 33	1,28	0,50	0,19	2,56	4,38
	9, VIII	+ 26	0,82	0,31	0,27	2,64	2,55
	24, VIII	+ 39	0,29	0,59	0,82	0,49	1,02
	16, IX	+ 27	0,10	0,20	traces	0,50	1,08
Saucisse rouge	23, VI	—	1,16	0,12	0	9,66	—
	30, VI	—	1,08	0,12	traces	9,00	—
	11, VII	—	0,66	0,07	traces	9,43	—
	22, VII	—	0,50	0,11	traces	4,54	—
	2, VIII	+ 28	0,43	0,21	0,15	2,05	—
	12, VIII	—	0,13	0,14	0,78	0,93	—
Géante bleue	27, VI	+ 32	0,83	0,13	traces	6,38	4,82
	6, VII	+ 41	0,36	0,10	traces	3,60	3,31
	13, VII	+ 42	0,47	0,24	0,36	1,95	6,46
	10, X	+ 44	0,18	0,21	1,68	0,86	4,42

En divers points des stolons jeunes, presque toujours à leur extrémité, il ne tarde pas à se former de petites hernies remplies d'amidon ; c'est ainsi que débutent les tubercules dont la nature tigillaire n'est pas douteuse (1). Voici donc le moment de saisir les circonstances dans lesquelles l'amidon est élaboré et mis en réserve.

(1) Pour plus amples détails à ce sujet cf. Berthaut, P. [7]

Tant que les tubercules ne sont pas plus gros qu'un pois, ils renferment, comme les stolons eux-mêmes, du sucre réducteur en assez grande quantité ; le saccharose est moins abondant (cf. Tab. IV) *A n'en pas douter le réducteur de ces petits tubercules, comme celui qui circule dans les stolons, est constitué en majeure partie par du glucose : toutefois le lévulose n'y fait pas totalement défaut.*

A mesure que les Pommes de terre grossissent, jusqu'à atteindre la taille d'une noix, elles perdent du réducteur, tandis que la teneur en saccharose augmente sensiblement. — KREUSLER [47] HUNGERBUHLER [42] et SCHULZE et SELIWANOF [82] avaient bien aperçu ces particularités ; mais comme ils se contentaient de doser le suc d'expression par la liqueur cupro-sodique, avant et après inversion, ils ne savaient s'ils devaient rapporter au sucre de canne ou aux dextrines l'augmentation du pouvoir réducteur que subit le suc sous l'action des acides étendus.

Il s'agit bien de saccharose à l'exclusion de tout autre glucide ainsi que A. GIRARD [37] l'a affirmé ; *mallose et dextrines font totalement défaut quel que soit le degré de développement des tubercules.* Il n'existe pas davantage d'amidon soluble comme l'avaient déjà remarqué LINDET et NOTTIN [52].

Quand on reprend par l'eau des tubercules préalablement épuisés par l'alcool, on solubilise bien une substance précipitable par l'alcool et devenant réductrice sous l'action des acides forts étendus, mais ce n'est là qu'une sorte de gomme analogue à celle qu'on trouve aussi dans les autres parties de la plante et qui n'a rien à voir avec les dextrines ; on l'élimine facilement par l'extrait de Saturne.

LECLERC DU SABLON, [49] toutefois, a signalé des dextrines dans le tubercule de la Pomme de terre ; il dosait comme telles soit du saccharose laissé dans ces organes par une extraction alcoolique incomplète et qu'il entraînait en reprenant la pulpe par l'eau, soit les produits d'autolyse d'un matériel dont les diastases n'avaient pas été détruites rapidement. On est conduit à ces suppositions quand on connaît la technique suivie par cet auteur : Le matériel d'étude était d'abord desséché à l'étuve à 95° *sans fixation préalable* ; il était ensuite réduit en poudre et mis à macérer à froid dans de l'alcool à 90°, pendant huit jours, à raison de deux grammes au maximum pour 40 grammes d'alcool. La matière épuisée par l'alcool était

ensuite mise en présence d'eau froide pendant vingt-quatre heures ; l'extrait ainsi obtenu était traité par l'acide chlorhydrique et le réducteur qui apparaissait était rapporté aux dextrines. L'auteur prévient qu'il faisait rentrer aussi, sous cette rubrique, le sucre provenant de l'hydrolyse des matières gommeuses solubles dans l'eau, à moins qu'elles ne fussent trop abondantes, auquel cas l'extrait aqueux était déféqué à l'acétate de plomb avant d'être traité par l'acide. Pour la Pomme de terre, LECLERC DU SABLON ne spécifie pas qu'il ait pris cette précaution. Il est inutile d'insister sur les critiques auxquelles est sujette cette manière d'opérer et à quelles erreurs elle devait conduire. Retenons simplement qu'on ne saurait épuiser entièrement par l'alcool fort à froid des tissus végétaux, même réduits en poudre ; dans ces conditions, le saccharose lui-même se dissout difficilement. L'examen des propriétés optiques du sucre résiduel aurait permis à LECLERC DU SABLON, de constater qu'il ne s'agissait pas de dextrines.

On doit dire toutefois que, parmi les tubercules qu'il a examinés, LECLERC DU SABLON considère celui de la Pomme de terre comme l'un des moins riches en dextrines (1).

Dans la dernière phase de la croissance des tubercules, saccharose et sucre réducteur surtout, s'éliminent graduellement ; à l'époque de la maturité, il n'en subsiste que des traces.

Pour ce qui est de la réserve amylacée, son pourcentage, par rapport au poids frais, croît rapidement dans les petits tubercules ; au delà de 15 à 25 % suivant les variétés, il n'augmente plus guère,

(1) Voici la composition, rapportée au poids sec, que LECLERC DU SABLON [49] assigne au tubercule de Pomme de terre.

	Sucres		Matières amylacées	
	réducteurs	non réducteurs	solubles dans l'eau	insolubles
	%	%	%	%
19 mars	0	1	7	50
13 avril.....	0,4	1	4	50
3 mai	0,3	0	0,5	56
18 décembre	0	0	2	65
26 janvier	0	0	1	61
13 février.....	1	0,6	3	56
19 mars	5	2	5	42
13 avril.....	6	1	2	22

mais subit d'assez fortes oscillations en rapport avec les conditions de sécheresse ou d'humidité. (1)

Tableau IV — Glucides des tubercules de Pomme de Terre

dates	poids des tubercules	H	S	R/S	A
Fin de siècle					
Juin	moins de 2 gr.	0,92	0,51	1,76	8,80
Juin	2-5 gr.	0,25	0,89	0,29	11,91
Juillet	30 gr.	0,03	0,41	0,07	14,50
Août	98 gr.	0,04	0,48	0,08	17,65
Septembre	227 gr.	traces	0,36	—	15,75
Géante bleue					
Juillet	moins de 5 gr.	0,49	0,04	12	6,17
Juillet	60 gr.	0,27	0,47	0,57	8,40
Août	152 gr.	0,20	0,87	0,23	11,21
Septembre	248 gr.	0,07	0,13	0,54	15,78
Octobre	450 gr.	0,01	0 18	0,06	18,75
Saucisse					
Juillet	petits	0,24	0,22	1,09	6,25
Juillet	31 gr.	0,16	0,78	0,20	8,06
Août	55 gr.	0,04	0,33	0,12	13,27
Aout	208 gr.	0,02	0,16	0,13	14,46
Octobre	220 gr.	0,03	0,12	0,25	19,10

Ces trois séries d'analyses sont réparties sur toute la durée de la végétation ; évidemment, dès que la saison est assez avancée, on trouve à la fois, sous la même plante, des tubercules de toutes tailles et dont la teneur en saccharose et en sucre *réducteur* est conforme aux indications ci-dessus ; ainsi qu'on peut s'en rendre compte par l'examen du tableau V :

(1) La répartition de la fécule dans le tubercule de Pomme de terre est loin d'être homogène. La zone la plus riche est la couche corticale, la plus pauvre est le centre de la moelle. Dans le parenchyme cortical c'est la partie la plus interne et dans le parenchyme médullaire, la partie la plus externe qui contient le plus d'amidon, c'est-à-dire les régions les plus proches de la zone des vaisseaux libéro-ligneux, ce qui est très compréhensible.

Dans le sens de la longueur, par ailleurs, la partie la plus voisine du point d'attache au stolon est plus riche à l'époque de l'arrachage, plus pauvre, au contraire, lors de la pousse des germes. (DOUILLET, *Bull. Assoc. Chim. de sucrerie et de distillerie* 1892. p. 820. COUDON et BUSSARD, *Ann. Sc. agron.* 1897, I, p. 250. — A. PRUNET, *Rev. gén. Bot.*, 1893, 5, p. 49.)

Tableau V — Glucides des tubercules

Variétés	Dates	Poids moyen d'un tubercule	$[\alpha_1]$	H	S	R/S	A
Fin de siècle	18, VI	0 gr. 5	+ 31	0,92	0,51	1,82	7,80
		6 gr.	+ 44	0,94	1,02	0,92	9,00
		20 gr	+ 47	0,57	0,97	0,59	8,61
	30, VI	2 gr.	+ 59	0,39	0,67	0,58	10,22
		5 gr.	+ 60	0,26	0,89	0,29	11,91
		73 gr	+ 62	0,17	0,88	0,19	12,05
	23, VII	1 gr.	+ 27	0,22	0,14	1,57	9,05
		52 gr	+ 59	0,07	0,33	0,21	14,31
		84 gr.	—	0,08	0,08	1,00	13,09
	9, VII	2 gr	+ 36	0,31	0,04	7,75	8,80
		5 gr.	+ 48	0,61	0,77	0,79	7,74
		29 gr.	+ 64	0,03	0,42	0,07	14,49
		110 gr	+ 62	0,02	0,31	0,06	14,91
	20, VIII	98 gr.	+ 60	0,04	0,49	0,08	17,65
	5, IX	28 gr	+ 47	0,08	0,15	0,53	9,84
		227 gr.	+ 58	traces	0,36	—	15,75
Saucisse rouge	11, VII	0 gr. 7	+ 39	0,24	0,22	1,09	6,25
		4 gr 5	+ 38	0,18	0,38	0,47	7,35
		22 gr.	+ 47	0,13	0,48	0,27	7,87
	15, VII	31 gr.	+ 65	0,16	0,78	0,20	8,06
		3 gr.	+ 49	0,35	0,42	0,83	9,00
	22, VII	37 gr.	+ 41	0,07	0,45	0,15	12,66
	7, VIII	28 gr.	+ 62	0,13	0,82	0,16	9,18
		55 gr.	+ 53	0,04	0,33	0,12	13,27
	12, VIII	129 gr	+ 55	0,01	0,32	0,03	14,31
	24, VIII	208 gr.	+ 49	0,02	0,16	0,13	14,46
	24, IX	6 gr.	+ 44	0,14	0,26	0,54	10,78
		247 gr.	+ 58	0,02	0,10	0,20	16,19
	5, X	31 gr.	—	0,03	0,08	0,38	13,48
		82 gr.	—	0,02	0,14	0,14	17,07
		220 gr.	—	0,03	0,12	0,25	19,10

Tableau V — Glucides des tubercules

Variétés	Dates	Poids moyen d'un tubercule	$[\alpha_1]$	H	S	R/S	A
Géante bleue	20, VI	{ 6 gr.	+ 46	0,60	0,79	0,75	5,54
	27, VI	{ 1 gr.	+ 39	0,21	0,09	2,33	—
		{ 2 gr.	+ 45	0,42	0,06	7,00	—
	6, VII	{ 27 gr.	+ 48	0,31	0,49	0,61	8,54
		{ 3 gr.	+ 34	0,27	0,20	1,35	5,41
	13, VII	{ 1 gr.	+ 26	0,47	0,17	2,76	4,34
		{ 70 gr.	+ 56	0,21	0,87	0,24	11,22
	21, VII	{ 1 gr.	+ 30	0,50	0,04	12,05	6,17
		{ 61 gr.	+ 46	0,27	0,47	0,57	8,40
	8, VIII	{ 132 gr.	+ 63	0,09	0,65	0,13	15,62
	19, VIII	{ 214 gr.	+ 54	0,004	0,10	0,04	16,94
	24, IX	{ 465 gr.	—	0,01	0,09	0,11	18,09
	12, X	{ 105 gr.	+ 54	0,08	0,14	0,57	17,58
		{ 450 gr.	+ 65	0,01	0,18	0,06	18,75

Nous arrivons ainsi au terme de l'étude de la synthèse de l'amidon dans le tubercule de la Pomme de terre sans avoir rien aperçu, nulle part dans la plante, des produits intermédiaires entre le glucose et la fécule, sans pouvoir rien dire de la façon dont se condensent les sucres à l'état d'amidon, si ce n'est que les processus sont extrêmement ramassés et que le rendement est, pour ainsi dire, total.

Il est donc illusoire de parler ici de réactions d'équilibre et de synthèses biochimiques sous l'action des ferments telles qu'elles se déroulent *in vitro*. Rien au laboratoire ne nous offre l'analogue de ce qui se passe dans la Pomme de terre. Il suffit, d'ailleurs, de briser l'appareil de la vie, de réduire en bouillie la pulpe des tuber-

cules, pour que cesse irrévocablement toute opération de synthèse ; bien plus, dans les tissus ainsi mortifiés, et en dehors de toute intervention microbienne, l'amidon ne peut subsister tel quel : il est lentement dégradé sous l'action de l'amylase.

On ne saurait trop insister sur l'absence de maltose et de dextrines dans la Pomme de terre à tous les niveaux de la plante ; ces principes ne constituent donc pas la forme de transport de l'amidon des feuilles. En serait-il de même lors de la germination des tubercules ?

D. — Glucides du tubercule de la Pomme de terre. en voie de germination

On ne trouve pas plus de maltose ni de dextrines dans les tubercules-mères qu'on n'en voyait dans les jeunes tubercules en voie de formation. Bien mieux, la reprise de la végétation, chez les tubercules de la Pomme de terre, est caractérisée par l'apparition de quantités appréciables de saccharose accompagnées, il est vrai, d'un peu de réducteur. Cette particularité n'avait pas échappé à MARCACCI [56] ; cet auteur n'hésite pas à supposer que la transformation de l'amidon en saccharose peut s'effectuer sans l'intermédiaire des dextrines. Il est infiniment probable que le sucre cristallisable provient de la fécule, puisqu'à maturité le tubercule ne contenait que des traces infimes de sucres solubles.

Chez les tubercules plantés en terre, la proportion du réducteur augmente très rapidement, tandis que le sucre de canne ne tarde pas à disparaître complètement. Mais si les tubercules sont conservés à l'air libre, que ce soit à la lumière ou dans l'obscurité, il ne se forme pas de réducteur : on observe seulement un enrichissement progressif en saccharose. Ces divergences dans l'utilisation des réserves résultent certainement de l'état d'hydratation des tissus des tubercules, fort différent dans les deux cas.

Les tubercules mis en culture pour la multiplication, disions-nous, ne tardent pas à se gorger de réducteur ; il s'en faut de beaucoup que ce sucre soit constitué uniquement de glucose comme on serait tenté de le supposer ; il est facile de se convaincre, par l'examen des pouvoirs rotatoires ainsi que par l'oxydation du sucre aldéhydrique

par le brome ou par l'iode, que le lévulose se trouve en proportion respectable à côté du dextrose.

Il n'est donc pas tellement téméraire de supposer que l'amidon se transforme en sucre de canne avant de passer à l'état de réducteur.

En définitive, la digestion de la fécule, à la reprise de la végétation active, chez le tubercule de la Pomme de terre, suit une marche sensiblement symétrique à celle qui préside à l'édification de la réserve amylacée dans les jeunes tubercules et analogue à la marche de la solubilisation de l'amidon chlorophyllien dans les feuilles.

Ici encore il faut bien rappeler que certains auteurs obsédés par l'idée que ce qui se passe dans la nature doit être le calque exact des réactions de laboratoire, ont cru apercevoir des dextrines et du maltose. C'est ainsi que PRUNET [72] qualifie de *dextrines*, maltose et saccharose, l'ensemble des sucres solubles dans l'eau qu'il dose après hydrolyse par l'acide chlorhydrique, chez les tubercules de Pomme de terre en voie de germination. Sur la foi de l'axiome suivant : « On sait qu'au moment de la formation de nouveaux

Tableau VI — Germination de la Pomme de Terre

	Dates	$[\alpha_1]$	H	S	R/S	A
A) Glucides des germes étiolés						
Fin de siècle	2 juin	+ 30	1,63	0,23	7,08	0,67
"	8 juin	+ 25	2,43	0,20	12,15	0,95
"	2 août	+ 15	1,09	0,28	3,89	1,60
Géante bleue	2 juin	+ 34	2,10	0,02	105,00	+
"	10 oct.	+ 26	0,86	0,05	17,20	0,39
Saucisse rouge	2 juin	+ 27	1,47	0,09	16,33	+
B) Glucides des tubercules laissés en cave et porteurs de germes étiolés.						
Fin de siècle	2 juin	+ 55	0,09	0,73	0,12	16,41
Géante bleue	2 juin	+ 50	0,09	0,65	0,14	19,14
Saucisse rouge	2 juin	+ 53	0,05	0,45	0,11	22,11
C) Glucides des tubercules-mères mis en terre						
Fin de siècle	18 juin	+ 0,8	2,29	0	$+\infty$	5,87
"	6 juillet	- 1	1,28	0,03	42,66	0,78
Géante bleue	8 août	0	1,62	0,07	23,14	1,18
Saucisse rouge	8 août	0	1,07	0	$+\infty$	0,88
White-City	8 sept.	+ 1	3,04	0,40	7,60	+

organes, les matières de réserves ternaires prennent une forme migratrice soluble et que, en particulier, *l'amidon donne naissance à des dextrines et à des sucres* » ; il jugeait superflu de vérifier la présence de ces corps.

Quant aux germes étiolés, leur contenu glucidique offre une grande analogie avec celui des stolons. Ils sont gorgés de réducteur accompagné de traces de saccharose, comme l'avait déjà remarqué SÉLIWANOFF [83].

L. LE GRAND [50] signale la présence de maltose dans les germes de Pomme de terre. Nos recherches n'ont pas confirmé cette assertion : nous avons cherché à déceler ce sucre avec le plus grand soin ; dans aucun cas, la maltase du *Mucor* Boulard n'a déterminé la moindre augmentation du pouvoir réducteur des extraits alcooliques de germes ; de plus le résidu de fermentation de ces liqueurs est le même, qu'on se serve de levures capables ou non d'utiliser la maltose. La méthode préconisée par LE GRAND (voir plus haut) ne présente sans doute pas la rigueur que cet auteur lui prête. Il dit avoir contrôlé la présence du maltose par l'obtention de l'ozazone de ce sucre ; la preuve est de peu de poids, car il est pratiquement impossible de distinguer et séparer la maltosazone de la glucosazone dans un mélange glucidique où domine cette dernière.

Pour être complet, nous ajouterons qu'il n'y a pas trace de dextrines dans les germes.

Avant d'en finir avec les phénomènes se rapportant à la germination de la Pomme de terre, rappelons que, fréquemment, les tubercules abandonnés en cave l'hiver donnent naissance à de petits tubercules. La synthèse de l'amidon ne s'effectue pas chez ces derniers d'autre façon que chez les tubercules normaux : on y trouve du saccharose accompagné d'un peu de réducteur ; le rapport R/S diminue tandis que leur taille et leur teneur en amidon augmentent.

Tableau VII. — Glucides des petits tubercules poussés sur des tubercules conservés en cave

Dates	R	S	A	R/S	[α_1]
2 août	0,15	0,57	13,80	0,265	27
12 août	0,02	0,41	16,00	0,048	50

Que les jeunes tubercules soient alimentés par le seul tubercule-mère ou qu'ils reçoivent d'une plante feuillée, le matériel nécessaire à l'élaboration de la fécule, la condensation des sucres en amidon est aussi rapide.

Pour terminer ce chapitre, nous ne craignons pas de nous répéter en soulignant encore une fois le fait que les dextrines et le maltose (1) font totalement défaut dans toutes les parties de la Pomme de terre, à tous les stades de son existence. Ici les processus de synthèse et de dégradation de l'amidon s'accomplissent donc à une vitesse incomparablement plus grande que celle de l'hydrolyse *in vitro* de l'empois d'amidon sous l'action des acides forts dilués ou des diastases, si tant est toutefois que les étapes parcourues dans les deux cas soient identiques.

Pour expliquer l'absence de dextrines et de maltose on a pensé tout d'abord que les tissus pouvaient renfermer une amylomaltase particulièrement active ; la poudre fermentaire préparée à partir des feuilles ou des tiges de Pomme de terre ne saccharifie que lentement l'amidon et hydrolyse le maltose encore moins vite. Pour ce qui est des tubercules, ils ne présentent un pouvoir amylolitique appréciable qu'au moment de la germination et, même à ce moment, leur pulpe broyée est sans action sensible sur une solution de maltose ; force est donc d'admettre que la dégradation de l'amidon, chez la Pomme de terre, est le fait de ferments qui n'ont toute leur efficacité que dans les cellules vivantes et se montrent très affaiblis dans les extraits aqueux ou les poudres diastasiques préparées suivant la technique habituelle.

Si cette explication peut valoir à la rigueur pour les processus de dégradation de l'amidon, il faut bien avouer que nous ignorons tout de la façon dont se fait la synthèse de la matière amylacée. A défaut de dextrines et de maltose, c'est du saccharose que l'on

(1) Nous ne saurions contresigner sans restrictions la phrase suivante : « La seule hypothèse que l'on puisse faire, et qui est d'ailleurs l'hypothèse admise, c'est que ce sont les sucres qui jouent ce rôle (de forme de transport de l'amidon chez la Pomme de terre), sans cesse renouvelé, intermédiaire entre l'amidon des feuilles et la fécule du tubercule entre la fécule d'une cellule et la fécule de la cellule voisine ; c'est du saccharose, du sucre interverti et, probablement, du maltose ». — L. LINDET et NOTTIN [52] On a vu plus haut que l'observation des faits va à l'encontre de cette dernière supposition.

trouve, dans les tubercules de Pomme de terre en voie de développement. Cette particularité a, de longue date, frappé les physiologistes. AIMÉ GIRARD [37] est allé jusqu'à se demander s'il n'y avait pas lieu de considérer le saccharose comme « la matière première génératrice de la fécule ». Sans doute les cellules vivantes font d'habitude bon marché des règles de la stéréochimie dont le laboratoire ne saurait s'affranchir ; par ailleurs, il est curieux de rencontrer constamment le saccharose à côté de la fécule, non seulement lorsque le tubercule est en voie de croissance, mais lorsqu'il commence à bourgeonner et, plus encore, quand il est exposé au froid. Malgré tout, il semble difficile d'admettre que le sucre réducteur venu des stolons ne puisse passer à l'état d'amidon qu'après avoir été converti en saccharose. Les cellules de la pulpe ne font pas qu'élaborer de la fécule, elles respirent, elles se multiplient, elles luttent contre l'élévation de la pression intérieure. Rien ne permet d'affirmer que la présence du saccharose soit liée à la fonction amylogénétique plutôt qu'à telle autre opération de la cellule vivante. Quand on voit le quotient $\frac{\text{Réducteur}}{\text{Saccharose}}$ varier dans de telles proportions du limbe au pétiole, de la partie supérieure de la tige à la partie inférieure, de la tige aux stolons et de ceux-ci au tubercule, il faut convenir qu'on est peu enclin à rapporter ces vicissitudes aux nécessités immédiates de l'amylogenèse.

On ne saurait mieux résumer les faits rapportés au cours de cet exposé qu'en donnant un tableau d'ensemble de la composition glucidique des différents organes d'un même pied de Pomme de terre en pleine activité amylogénétique.

Tableau VIII — Glucides des différents organes de la Pomme de terre

var. Fin de siècle (début d'août)						
Parties analysées	$[\alpha_1]$	S.T.	H	S	A	R/S
Limbe	+ 16	1,27	0,43	0,80	0,82	0,54
Pétiole	+ 20	0,53	0,39	0,13	0,23	3,00
Tige { haut	+ 29	0,36	0,18	0,17	traces	1,06
	+ 37	0,39	0,13	0,23	0	0,57
	+ 41	0,46	0,15	0,29	0	0,52
Stolons	+ 26	1,14	0,82	0,31	0,27	2,64
tubercules { 2 gr.	+ 36	0,33	0,31	0,04	8,80	7,75
	+ 48	1,43	0,61	0,77	7,74	0,79
	+ 64	0,47	0,03	0,42	14,49	0,07
	+ 62	0,34	0,02	0,31	14,91	0,06

CHAPITRE II

LA GENÈSE DE L'AMIDON CHEZ LE COLCHIQUE

Dans le tubercule du Colchique, comme dans celui de la Pomme de terre, la réserve capitale est constituée par de la fécule accompagnée de saccharose et de traces de sucre réducteur.

PELLETIER et CAVENTOU [67] y ont signalé jadis la présence d'inuline. Voici comment ils s'expriment à ce sujet : « Nous avons été conduits à reconnaître, dans la racine du Colchique, de l'inuline par l'examen du précipité formé dans la décoction aqueuse du Colchique, d'abord traitée par l'éther, l'alcool et l'eau froide. Ces décoctions, filtrées bouillantes, laissent déposer une substance blanche, floconneuse, insipide, et qui avait tous les caractères de l'inuline, à cela près qu'elle devenait bleue par l'iode, caractère qui n'appartient qu'à l'amidon. Mais nous nous sommes bientôt convaincus que le dépôt amylicé était une combinaison de ces deux substances, combinaison si intime qu'il est impossible de séparer ces deux matières ; en effet, si on mélange de l'amidon et de l'inuline dans la proportion au moins de 9 parties d'inuline pour 1 d'amidon, l'inuline se précipite en petites parties entraînant l'amidon. Si, au contraire, l'amidon domine, il ne se précipite pas d'inuline. Il est cependant possible de reconnaître l'inuline par le procédé suivant :

On versera de l'infusion de noix de galle dans la décoction amylicée, il se produira sur le champ un précipité sensible ; mais, en exposant la liqueur à une chaleur graduée, le précipité disparaîtra environ au 50° centig., comme l'a remarqué M. THOMSON,

si l'amidon est pur ; le précipité ne disparaîtra que vers le point d'ébullition, ainsi que nous l'avons reconnu, s'il y a de l'inuline.

Cette méthode pourra servir à trouver l'inuline dans les matières où l'on ne l'avait pas soupçonnée, parce qu'elle était masquée ou rendue soluble dans l'eau par l'amidon ».

Cette réaction n'a pas la portée que lui attribuaient PELLETIER et CAVENTOU, car il n'est pas possible, avec les moyens d'investigation que nous possédons actuellement, de trouver la moindre trace de principes lévogyres dans l'oignon de Colchique. Ce que ces auteurs prenaient pour de l'inuline était, à n'en point douter, de l'amidon solubilisé au cours de la décoction aqueuse. A cette époque, les propriétés de l'inuline étaient mal connues et l'on ne soupçonnait pas encore la diversité des amidons des différentes plantes, bien mise en évidence seulement en 1915 par Ch. TANRET [86]. Il se trouve justement que l'amidon de Colchique, comme nous le montrerons plus loin, est bien plus friable que la fécule de Pomme de terre. Cette particularité suffit à expliquer l'erreur commise par PELLETIER et CAVENTOU et qui est reproduite dans plusieurs traités classiques : la présence d'inuline dans le tubercule de Colchique est mentionnée, en particulier, dans le *Dictionnaire de chimie* de WURTZ [95], dans l'*Encyclopédie chimique* de FRÉMY (1885) [34] dans le *Traité élémentaire de Chimie organique* de M. BERTHELOT et E. JUNGFLISCH [8], et dans l'un des derniers fascicules de la *Flore illustrée de France, Suisse et Belgique* de G. BONNIER.

En réalité, la partie souterraine du Colchique renferme, à côté de l'amidon, un contingent particulièrement abondant de sucre comme l'avaient déjà remarqué quelques auteurs (FLUCKIGER [32], LECLERC DU SABLON [49]). BOURQUELOT [13] a montré, à l'aide de la méthode biochimique dont il est l'innovateur, qu'il s'agissait de saccharose escorté d'un peu de réducteur.

Pour plus de sûreté, nous avons tenu à isoler ce sucre à l'état de pureté. L'opération est surtout facile en hiver, époque à laquelle le tubercule de Colchique renferme jusqu'à 6 p. 100 de son poids frais de saccharose.

En reprenant par l'alcool bouillant le résidu de concentration d'un extrait alcoolique de bulbes après un traitement préalable à

l'éther, on obtient, après quelques jours de repos, d'assez gros cristaux hémiedriques présentant les formes habituelles du sucre cristallisé p (001), h^1 (100), m (110), e^1 (011); toutefois a^1 ($\bar{1}01$) existe rarement et h^1 (100) est parfois peu développé (1). Le sucre ainsi préparé étant souillé de 6 % d'impuretés, il est préférable, pour observer ses propriétés, de faire précéder la cristallisation d'une défécation par l'extrait de Saturne; l'excès de plomb étant éliminé par H_2S , on concentre jusqu'à siccité sous pression réduite. Le résidu est repris par un peu d'alcool méthylique bouillant; par refroidissement, il se forme bientôt une poudre cristalline qui, exposée aux rayons ultra-violets, prend la fluorescence violette caractéristique du saccharose pur, alors que le produit de première cristallisation présente, dans les mêmes conditions, une fluorescence jaune-verdâtre.

Le sucre en question n'est pas directement réducteur; la sucrase l'hydrolyse rapidement et en totalité, l'indice de réduction étant de 615 à 19°; à la même température son pouvoir rotatoire est égal à + 66,6 et tombe à — 19,8 après inversion, enfin il fond à 160° C sur le bloc MAQUENNE.

Toutes ces constantes correspondent exactement à celles du sucre de canne.

L'analogie entre les réserves du bulbe de Colchique et celles du tubercule de Pomme de terre est uniquement d'ordre qualitatif; on observe, dans le chimisme de ces deux plantes, des différences telles qu'on peut se demander si le processus de synthèse de la matière amyliacée est identique dans les deux cas. En effet, dans le tubercule de Pomme de terre, les sucres solubles sont en proportion infime vis-à-vis de la masse d'amidon, d'autant moindre que le degré de maturité est plus avancé; dans le bulbe de Colchique, il existe à tout moment un fort contingent de saccharose.

De plus, le Colchique est une des plantes dans lesquelles LECLERC DU SABLON [49] croyait apercevoir des dextrines à côté

(1) Ces cristaux ont été examinés par Monsieur Gaubert sous-directeur du Laboratoire de Minéralogie du Muséum.

de l'amidon ; cette assertion a besoin d'être vérifiée car on a vu, dans le chapitre précédent, les critiques auxquelles est sujette la technique suivie par cet auteur.

Ces deux raisons nous ont déterminé à reprendre l'étude de l'amylogénèse chez le Colchique.

Pour la compréhension de ce qui suit, il est indispensable de rappeler de façon très sommaire le mode de végétation de cette plante.

Si l'on arrache un pied de Colchique en Septembre, époque de la floraison, on trouve un oignon entouré d'une gaine brunâtre constituée par les vestiges d'anciennes feuilles (*a* fig. 1). Sous cette enveloppe, on découvre la tige d'où partent les fleurs ; elle est munie, à sa base, de racines et se trouve soudée latéralement au tubercule proprement dit (*s* fig. 1). A ce stade, les feuilles sont réduites à l'état d'écaillés (*i* fig. 1) ; elles s'allongent lentement pendant la période hivernale, tandis que les fruits commencent à se former sous terre.

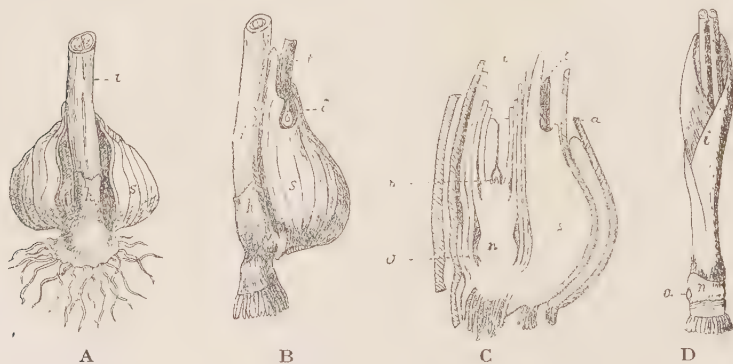


Fig. 1. — Tubercule de Colchique.

A et B. — Tubercule de Colchique privé de son enveloppe (A, de face ; B, de côté).

C. — Coupe longitudinale du tubercule de Colchique.

D. — Base de la tige du Colchique dégagée des premières écaillés afin de laisser voir le bourgeon o.

Au mois de Mars, la végétation s'accélère, feuilles et fruits sortent du sol et atteignent rapidement leur taille définitive ; les aliments nécessaires à cette brusque poussée végétative sont fournis par le tubercule mère qui se vide progressivement ; en fin de mai, il

est réduit à rien. Pendant ce temps, la base de la tige (n fig. 1), qui n'est autre chose que l'ancien axe floral, s'épaissit graduellement, accumulant des réserves pour constituer le nouveau bulbe dont le développement sera terminé dans les derniers jours de juin. A ce moment, les fruits sont mûrs ; la partie aérienne de la plante se dessèche tandis qu'apparaît, à la base du tubercule, un petit bourgeon (o fig. 1) origine d'un nouvel axe floral qui fleurira deux mois plus tard et se transformera en nouveau tubercule au printemps suivant (1).

Ainsi le cycle végétatif du tubercule de Colchique s'accomplit en deux années ; il y aura lieu de tenir compte de cette particularité dans les analyses et d'étudier séparément anciens et jeunes tubercules.

A. — PARTIE AÉRIENNE

Avant d'aborder l'étude du bulbe, il convient d'examiner la nature du contingent glucidique que lui délivrent les feuilles.

Le limbe de la feuille du Colchique, comme celui de la plupart des Monocotylédones, ne renferme pas d'amidon, si ce n'est quelques minuscules granules dans les cellules stomatiques. Les sucres solubles y sont représentés par du saccharose et du sucre réducteur ; ce dernier prend de plus en plus d'importance à mesure qu'on se rapproche de la base de la feuille qui s'atténue en un pétiole engainant. Les données polarimétriques indiquent que le réducteur du pétiole est constitué surtout de glucose ; dans le limbe, la valeur du rapport $\frac{\text{glucose}}{\text{fructose}}$ est moindre. A noter également qu'à la partie inférieure du pétiole on aperçoit au microscope de très petits grains d'amidon au voisinage des faisceaux libéro-ligneux.

Pour ce qui est de la nature des sucres solubles présents dans le limbe et le pétiole, il n'y a donc aucune différence entre une feuille de Colchique, une feuille de Betterave [18_a] et une feuille de Chicorée [18_b], malgré la diversité des réserves accumulées par ces trois plantes dans leur partie souterraine. Ceci montre une fois de plus la facilité avec laquelle les végétaux fabriquent, selon les

(1) Pour plus de détail sur la morphologie et l'évolution du tubercule de Colchique voir IRMISCH [43], JUELLE [44], LECLERC DU SABLON [49].

espèces, des glucides fort différents à partir de matériaux identiques, constatation qui ne va pas sans heurter nos habitudes de laboratoire d'autant plus que nous ignorons tout, à l'heure actuelle, des moyens mis en œuvre par la matière vivante pour opérer ces transformations.

Tableau IX — Composition glucidique de la feuille de Colchique

	t	$[\alpha_1]$	$[\alpha_2]$	$[\alpha']$	H	S	A	R/S	G/F	
20, III	L	19°	+ 25	— 3	+ 1	1,79	1,05	0	1,70	1,79
	P	17°	+ 21	+ 8	+ 14	1,85	0,31	0	5,97	2,78
8, V	L	17°	+ 21	— 17	— 16	1,48	1,34	0	1,10	1,11
	P	23°	+ 27	+ 24	+ 25	3,40	0,06	traces	56,66	2,30

N. B. Dans ce tableau $[\alpha_1]$ = le pouvoir rotatoire global de la totalité des sucres ; $[\alpha_2]$ = le pouvoir rotatoire après action de la sucrase ; $[\alpha']$ = le pouvoir rotatoire du réducteur ; R/S = réducteur/saccharose ; G/F = glucose/fructose.

B. — TUBERCULE

1) Elaboration des réserves.

De septembre à mars, le jeune bulbe se développe uniquement aux dépens du vieux tubercule ; c'est en avril seulement que les feuilles sont en état de l'approvisionner. Pendant l'automne et l'hiver, sa croissance est lente et il est difficile de séparer, des écailles foliaires, l'entreœud (fig. 1, *n*) où s'accumuleront les réserves hydrocarbonées. L'analyse montre, qu'à cette époque, les jeunes pousses de Colchique sont plus riches en saccharose qu'en réducteur et c'est surtout à la base du germe, c'est-à-dire à l'emplacement du futur tubercule, que le sucre de canne est le plus abondant.

Tableau X

Dates	$[\alpha_1]$	R	S	A
6 Nov. Germe entier	+ 37	0,88	2,53	traces à la base
2 Janv. Germe	haut	+ 34	0,63	2,82
	bas	+ 43	0,48	3,27
				1,82

On pourrait se demander toutefois si cette abondance insolite de sucre de canne, dans un jeune organe, ne tiendrait pas au fait que le tubercule nourricier étant alors lui-même gorgé de saccharose, ce sucre émigrerait tel quel dans le germe. Cela n'est pas démontré. Les tissus intermédiaires qui unissent le vieux tubercule au jeune se réduisent à trop peu de chose pour qu'on puisse songer à les analyser séparément.

Tableau XI. — Composition glucidique du tubercule de Colchique

Dates	Stade	$[\alpha_1]$	R	S	S-T	A	S A	R S
a) Formation du tubercule								
24, I	bas de tige non renflé	+ 43	0,48	3,27	3,93	1,82	0,68	0,11
28, II	id.	+ 51	0,36	5,31	5,95	4,92	1,08	0,06
20, III	formation	+ 27	1,21	1,53	2,82	9,61	0,16	0,79
28, IV	"	+ 38	1,06	1,73	2,88	11,75	0,12	0,61
8, V	"	+ 45	0,36	2,01	2,47	17,80	0,11	0,17
23, VI	maturité	+ 57	0,13	1,48	1,69	21,30	0,08	0,09
9, VII	repos	+ 50	0,12	1,57	1,76	22,40	0,07	0,07
24, VII	"	+ 55	0,07	2,36	2,56	—	—	0,03
b) Digestion des réserves								
1, VIII	repos	+ 45	0,22	2,39	2,74	15,50	0,15	0,09
14, IX	floraison	+ 51	traces	3,14	3,30	13,52	0,21	—
6, XI	germina- tion	+ 61	0,18	4,31	4,71	12,14	0,36	0,04
24, I	"	+ 57	0,11	4,62	4,98	10,18	0,41	0,02
23, II	"	+ 60	0,43	6,96	7,76	8,10	0,86	0,06
20, III	"	+ 49	0,64	4,82	5,45	5,28	0,91	0,13
18, IV	"	+ 65	0,33	5,54	6,17	2,55	2,17	0,06
8, V	tubercule épuisé	—	2,90	0,19	3,10	traces	—	15,26

Par ailleurs il est facile de constater, au microscope, la présence de granules amylacés dans les tissus de la base des jeunes tiges ; le haut du germe en est au contraire absolument dépourvu.

Ce n'est guère avant la fin d'avril que la base de la jeune tige se différencie nettement en organe de réserve ; dorénavant elle est alimentée par les feuilles, aussi s'épaissit-elle rapidement. Physiologiquement, le phénomène se traduit par un emmagasinement massif d'amidon dans les tissus du nouveau tubercule.

Pour ce qui est des sucres solubles, on y trouve, comme à la partie inférieure de la tige non encore renflée du saccharose et du réducteur ; toutefois ce dernier existe en proportion beaucoup plus importante dans les jeunes tubercules dont la partie aérienne n'a pas encore atteint son complet développement. Au mois de mai, lorsque l'activité de l'assimilation chlorophyllienne ainsi que l'utilisation des ultimes réserves du tubercule-mère sont tournées presque exclusivement au profit du jeune tubercule, on voit la teneur en hexoses de ce dernier baisser considérablement et la richesse en sucre de canne s'élever, par contre, légèrement.

A aucun moment de cette période d'amylogenèse intense il n'est possible d'observer les intermédiaires de la condensation des sucres en amidon ; quel que soit le stade de son développement, le tubercule du Colchique ne renferme ni maltose ni dextrines. Lorsqu'on reprend par l'eau tiède la pulpe préalablement épuisée par l'alcool, on entraîne bien un peu d'amidon soluble provenant d'une légère dégradation de la fécule sous l'action de l'alcool à l'ébullition ; il est facile de vérifier que la matière amylacée ainsi solubilisée par l'eau ne préexiste pas dans le suc cellulaire des jeunes tubercules. En effet, le jus de presse frais de ces organes ne se colore ni en bleu ni en rouge par l'iode, alors que le même suc additionné artificiellement de traces d'érythro-dextrines donne très nettement la réaction de ces substances. L'analyse ne révèle, en fait de glucides, dans le jus de presse des jeunes tubercules, que du saccharose accompagné d'un peu de réducteur. De même, des tubercules écrasés dans de l'eau froide à laquelle on a ajouté de l'acétate de plomb en excès pour entraver l'action éventuelle de l'amylase, ne livrent, après une macération de 48 heures, ni amidon soluble, ni dextrines d'aucune sorte.

Dans ces conditions, on ne saurait admettre les conclusions de

LECLERC DU SABLON [49] qui trouvait dans les jeunes tubercules des dextrines en proportions allant de 3 à 7 p. 100 du poids sec, soit de 0,64 à 1,68 pour 100 de tubercule frais.

Ce que cet auteur prenait pour des dextrines n'était autre chose que du saccharose laissé par une extraction alcoolique notablement insuffisante. On ne saurait, en effet, épuiser à fond des tissus riches en sucre, comme ceux du Colchique, par une simple macération dans l'alcool fort à froid. Faute de vérification au moyen d'un examen polarimétrique, la nature exacte du sucre résiduel devait échapper à LECLERC DU SABLON.

Remarquons que, dans les expériences de cet auteur, il ne pouvait pas s'être dégradé d'amidon sous l'action de l'alcool bouillant puisque la technique adoptée ne comportait aucun traitement à chaud.

2) Utilisation des réserves

A peine parvenu à maturité, le tubercule de Colchique ne tarde pas à mobiliser les réserves qu'il a accumulées pendant les deux ou trois mois qu'ont vécu ses feuilles, afin de pourvoir à la croissance du bourgeon latéral, ébauche du nouveau tubercule. Dès le mois d'Août, la teneur en amidon diminue légèrement; en Septembre et pendant les mois suivants le phénomène s'accroît.

N'ayant pu saisir les étapes de la synthèse de l'amidon dans le tubercule en voie de formation, peut-on du moins observer les intermédiaires de la dégradation de la matière amylacée dans le tubercule-mère ? C'est à ce moment que les dextrines seraient particulièrement abondantes dans l'oignon de Colchique si l'on s'en rapporte aux expériences de LECLERC DU SABLON : « *La dextrose, écrit cet auteur, est peu abondante pendant que le tubercule est en voie de formation ou à l'état de vie ralentie ; mais pendant que l'amidon est digéré, la proportion de dextrose augmente. Dans le Colchique, comme dans les autres plantes à réserves amylacées, la dextrose est le premier produit de la digestion de l'amidon, et constitue un intermédiaire entre la matière amylacée et les sucres* ».

En réalité, il n'existe pas plus de dextrines, dans les vieux tubercules, qu'il n'y en a dans les jeunes ; c'est en vain qu'on cherche ces corps dans les extraits aqueux des tubercules mères, qu'ils

soient récoltés au printemps, époque où l'utilisation des réserves est la plus active, ou bien en hiver alors qu'elle est beaucoup plus lente. *Comme chez les jeunes tubercules, l'alcool fort à l'ébullition dégrade tant soit peu l'amidon* suffisamment pour que les liqueurs se colorent par l'iode en bleu violacé ; *cette altération est d'autant plus profonde que le titre de l'alcool est moins élevé ; mais de plus, des quantités appréciables de matière amylicée ne se dissolvent que dans la mesure où la macération est faite dans l'eau tiède.* Les chiffres suivants se passent de commentaires.

Tableau XII

Dates	Titre de l'alcool employé pour la fixation et l'épuisement	Substance amylicée solubilisée par l'eau, exprimée en glucose et rapportée à 100 gr. de tubercule frais.		Amidon resté dans la pulpe.
		Eau glacée	Eau tiède (37°)	
1 août	85°	0,02	1,75	13,72
5 novembre	85°	0,16	0,84	7,12
26 novembre	90°	traces	1,51	8,11
3 janvier	85°	0,01	1,74	5,13
25 mars	90°	0 08	0,92	4,13

Ici encore, il est facile de se convaincre que l'amidon soluble ne préexiste pas dans le tubercule intact. Broyons, par exemple dans de l'eau additionnée d'extrait de Saturne en excès, 105 gr. de tubercules-mères au mois de Mars et laissons macérer pendant 48 heures à la température du laboratoire en agitant fréquemment. Après filtration, élimination de l'excès de plomb par l'hydrogène sulfuré et concentration, on obtient une liqueur ne donnant aucune réaction colorée avec l'iode et possédant la composition suivante :

Réducteur dans 100 cm³ de la liqueur

Initial. 1,25 $\alpha_1 = + 7^{\circ}42'$; $l = 2$; $t = 16^{\circ}$
 Après action de la sucrase 7,36 $\alpha_2 = - 3^{\circ}$; $l = 2$; $t = 16^{\circ}$
 Après action d'HCl 7,36

Ce qui permet de calculer :

$[\alpha_1] = + 52$

$[\alpha_2] = - 20$

Indice enzymolitique = 376

Le sucre hydrolysable est donc constitué uniquement de saccharose à l'exclusion de toute trace de dextrines.

Rien d'étonnant à cela quand on sait que les tissus des tubercules, à ce stade, présentent un pouvoir amylolytique très énergique. En effet, un empois d'amidon auquel on ajoute du jus de presse ou de la pulpe écrasée de tubercule-mère de Colchique se liquéfie très rapidement et, au bout d'une heure ou deux, il n'est plus possible d'y trouver trace de dextrines colorables par l'iode. Si actifs à l'égard de l'amidon, ce suc et cette bouillie sont sans action appréciable sur le maltose ; l'hydrolyse ne progresse qu'avec une lenteur extrême lorsque ce stade est atteint.

Soit par exemple un empois d'amidon à 4 pour 100 environ auquel on a ajouté 6 gr de pulpe, réduite en bouillie, de vieux tubercules en fin Mars. On porte à l'étuve à 37° la dissolution est presque instantanée.

On avait :

	Réducteur dans 100 cm ³	α $\left\{ \begin{array}{l} \text{pour } t = 2 \\ \text{et } t = 17^{\circ} \end{array} \right.$	$[\alpha_D]$
Après 12 heures	1,98	+ 10°	+ 127
Après 20 jours	id.	id.	id.
Après hydrolyse par HCl	3,90	+ 3°28	+ 44

Si, au lieu de pulpe broyée, on utilise le jus de presse de tubercules analogues, les résultats sont les mêmes.

Un empois d'amidon à 3 % auquel on a ajouté 10 cm³ de ce suc donnait :

	Réducteur dans 100 cm ³	α $\left\{ \begin{array}{l} \text{pour } t = 2 \\ \text{et } t = 17^{\circ} \end{array} \right.$	$[\alpha_D]$
Après 5 jours	0,80	+ 8°28	+ 147
Après 1 mois	id.	id.	id.
Après hydrolyse par HCl	2,87	+ 2°53	+ 50

Dans ces deux exemples, l'hydrolyse s'est bien arrêtée au stade maltose ainsi qu'en témoignent les valeurs du pouvoir rotatoire spécifique des liqueurs ; l'exactitude de ces données est suffisante si l'on tient compte des traces de saccharose et de réducteur apportées par le Colchique.

Pour plus de garantie, il est facile de faire agir de la même façon le jus de presse sur une solution de maltose pur.

Soit par exemple, une solution de maltose à 2 % ; 40 cm³ de cette liqueur sont additionnés de 10 cm³ de jus de presse (A) et 40 autres centimètres de la même quantité

de jus de presse préalablement porté à 100° (T). Après un séjour de cinq jours à l'étuve on observe au polarimètre les variations suivantes pour $l = 2$ dm

$$\alpha = + 4^{\circ}12$$

$$\alpha = + 4^{\circ}12$$

Bien qu'on ne puisse pas mettre en évidence, *in vitro*, la présence de maltose dans les tissus du tubercule de Colchique, il est pourtant certain que la plante vivante transforme le maltose avec la plus grande facilité puisqu'on n'y rencontre jamais ce sucre.

Il est curieux de constater, à ce propos, que les tissus du rhizome de la *Mercuriale* vivace, comme ceux du tubercule de Colchique, présentent un pouvoir amylolytique énergique, mais que ni les uns ni les autres ne touchent au maltose.

Soit un empois à 2,50 p. 100 environ de fécule, auquel on a ajouté 5 gr. de pulpe broyée de rhizome de *Mercurialis perennis* et conservé sous toluène à l'étuve à 37°. On observe

	Réducteur p. 100 cm ³	α { pour $l = 2$ et $t = 16^{\circ}$	$[\alpha_D]$
Après un an	1,04	+ 5°12'	+ 115
Après hydrolyse par HCl	2,25	+ 1°50'	+ 50

La différence est pourtant grande entre ces deux plantes puisqu'il existe une forte proportion de maltose dans la partie souterraine de la *Mercuriale* (GILLOT [36]), alors qu'il n'y en a pas trace dans l'oignon de Colchique. Par quel mécanisme l'une de ces plantes peut-elle transformer le maltose à mesure qu'il apparaît, alors que, chez l'autre, ce sucre subsiste tel quel ? L'étude des pouvoirs fermentaires *in vitro* ne nous apprend rien à ce sujet.

A défaut de maltose et de dextrines, étapes franchies trop rapidement pour pouvoir être aperçues, la digestion de l'amidon devrait, selon les idées reçues, donner naissance à des quantités massives de glucose. Il n'en est rien : la teneur en réducteur n'augmente pas d'une manière appréciable dans les tubercules au moment de la reprise de la végétation.

Par contre, la proportion des sucres hydrolysables s'élève progressivement à mesure que le pourcentage en amidon diminue. Nous avons reconnu qu'il s'agit là exclusivement de saccharose. Ce phénomène se traduit par l'augmentation continue des valeurs du rapport $\frac{\text{saccharose}}{\text{amidon}}$ pendant toute la durée de la germination.

LECLERC DU SABLON avait bien remarqué la formation en abondance de sucre non réducteur dans les vieux tubercules de Colchique ; il soupçonnait même avoir à faire au sucre de canne sans en avoir toutefois vérifié l'identité ; cet auteur pensait à tort que ce saccharose était vraisemblablement accompagné de maltose.

Chez la Pomme de terre, nous avons également remarqué la formation de saccharose à la germination, mais ce phénomène n'était que transitoire et n'avait pas l'amplitude que présente l'enrichissement en sucre de canne de l'oignon de Colchique : rapidement le tubercule-mère de Pomme de terre se remplissait de réducteur et le sucre cristallisable disparaissait pour ainsi dire.

* * *

De cette étude, il ressort que l'évolution des réserves hydrocarbonées chez le Colchique suit une marche fort différente de celle qu'on a observée chez la Pomme de terre. Il existe néanmoins, entre les deux plantes, un point commun essentiel : chez l'une comme chez l'autre les intermédiaires de la synthèse et de la dégradation de l'amidon font complètement défaut.

Ce qui frappe le plus chez le Colchique, c'est la très grande proportion de saccharose alors que les sucres réducteurs sont si pauvrement représentés. Evidemment nous ne voyons pas la raison, du point de vue restreint de la genèse de l'amidon, pour laquelle de telles quantités de saccharose subsistent dans le tubercule de Colchique à côté du contingent amylicé. En dehors de quelques considérations très générales sur le rôle du sucre dans la régularisation de la pression intérieure des tubercules, nous ne savons que dire. On ne peut même pas alléguer ici la plus grande facilité avec laquelle le saccharose est interverti dans les tissus puisque ceux-ci hydrolysent si aisément l'amidon, *in vitro*, alors qu'ils semontrent peu actifs vis-à-vis du sucre de canne (1).

(1) Même à l'époque de la germination, le tubercule de Colchique réduit en bouillie n'intervertit que très lentement le saccharose. Les tubercules jeunes sont encore moins actifs. Toutefois la présence de sucrase dans les tissus des tubercules adultes n'est pas douteuse : puisque des tubercules récoltés en Juillet, broyés dans l'eau et laissés à l'autolyse sous toluène pendant 8 mois ne renferment que du réducteur à côté de l'amidon qui n'a pour ainsi dire pas bougé.

Leur composition rapportée à 100 gr. de tubercule frais est la suivante :

Réducteur	2,55	$[\alpha_1] = +12$
Dextrines	0,21	
Amidon	16,19	

N. B. — La liqueur aqueuse se colorait en rouge vif par l'iode.

On serait même tenté de voir, dans cette dernière particularité, une explication de l'accumulation peu ordinaire du saccharose dans le tubercule-mère de Colchique, mais il n'en resterait pas moins à éclaircir le problème le plus intéressant de tous pour le physiologiste, à savoir la façon dont la plante peut transformer la fécule en sucre de canne.

CHAPITRE III

LA GENÈSE DE L'AMIDON CHEZ BOLBOSTEMMA PANICULATUM.

Il y a tout lieu de croire que le maltose n'existe à l'état libre que chez très peu d'espèces végétales ; à l'heure actuelle, sa présence a été constatée de façon irrécusable chez trois plantes seulement : *Mercurialis perennis* L., *Umbibicus pendulinus* D. C., et *Bolbostemma paniculatum* Franquet. Dans ces trois cas privilégiés, le maltose est strictement localisé dans les organes souterrains qui assurent la pérennité de ces espèces.

En 1923, P. GILLOT [36] soupçonnait la présence du maltose dans le rhizome de la Mercuriale vivace, mais il ne parvint à isoler ce sucre que deux ans plus tard. Entre temps, M. BRIDEL [15] extrayait le maltose du tubercule d'une petite Crassulacée commune dans l'ouest de la France : l'Ombilic à fleurs pendantes. Enfin, en 1928, M. COLIN et nous [21_a] trouvions du maltose en grande quantité dans le bulbe d'une Cucurbitacée de Chine : *Bolbostemma paniculatum*.

Alors même qu'on découvrirait la présence du maltose dans quelques autres plantes, il n'en reste pas moins surprenant de voir ce sucre faire défaut dans la plupart de nos plantes indigènes qui toutes renferment de l'amidon au moins dans quelqu'une de leurs parties, ne serait-ce que dans les cellules stomatiques.

Ce n'est pas qu'à diverses reprises plusieurs auteurs n'aient cru rencontrer du maltose chez certaines plantes, dans les feuilles spécialement ; aucun des exemples invoqués, à l'exception de ceux qui viennent d'être cités, ne mérite d'être retenu. BROWN et MORRIS [16] en particulier, trouvaient du maltose, en quantité

non négligeable, dans la feuille de *Tropaeolum majus* ; ils basaient cette affirmation sur le fait que les liqueurs d'épuisement de cet organe subissaient une hydrolyse appréciable sous l'action d'une maltase active, le saccharose ayant été préalablement interverti ; ils auraient même réussi à caractériser le maltose par son osazone. La présence du maltose dans la feuille de la Capucine était confirmée en 1914 par KLUYVER [46]. Cet auteur dosait les sucres en mesurant les quantités de gaz carbonique dégagées par les extraits alcooliques de feuilles lorsqu'on les fait fermenter successivement par *Torula monosa*, *Torula dattila* et la Levure ordinaire. Le premier de ces ferments utilise les hexoses, mais respecte le maltose et le saccharose ; le second attaque exclusivement le sucre de canne ; quant au dernier il est capable, comme chacun le sait, de décomposer les hexoses en même temps que le saccharose et le maltose.

La question a été reprise depuis par W. DAVIS et G. C. SAWYER [27] qui ont montré qu'il n'était pas possible de déceler trace de maltose dans les feuilles de Capucine quand on a eu soin d'y tuer les ferments par l'alcool bouillant au moment de la récolte ; à leur avis, le maltose trouvé par BROWN et MORRIS, ainsi que par KLUYVER, se serait formé secondairement pendant la dessiccation au four que ces auteurs faisaient subir au matériel non fixé préalablement. Les enzymes capables d'hydrolyser le maltose sont détruits à 50°, tandis que l'amyrase ne cesse d'agir qu'à 80° ; on conçoit qu'au cours de la dessiccation cette diastase continue à transformer, pendant un certain temps, de l'amidon en maltose, sans que celui-ci soit dédoublé.

La présence de maltose a été signalée encore par LINDET [51] dans les feuilles de Betterave dans une proportion de 4/100. Cette affirmation ne s'est pas trouvée vérifiée par les recherches de H. COLIN [18_a] sur la Betterave.

Enfin, d'après LE GRAND [50], les germes de Pomme de terre renfermeraient aussi du maltose. Nous avons eu occasion de montrer, dans le premier chapitre, qu'il n'existe pas trace de ce sucre dans ces organes.

En raison de leur rareté, les cas où la présence du maltose a été reconnue avec certitude, c'est-à-dire par l'isolement du sucre à partir d'un matériel non altéré, sont intéressants au plus haut point. Il importe avant tout, pour le physiologiste, de connaître le rôle



Fig. 2 — *Bolbostemma paniculatum* Franquet

joué par ce glucide dans les processus de l'amylogénèse. La question essentielle est de savoir si le maltose se trouve là comme intermédiaire d'une condensation exceptionnellement lente des hexoses à l'état d'amidon.

C'est pour répondre à ces questions que nous avons étudié l'évolution des glucides chez le *Bolbostemma paniculatum*. Cette plante constitue un matériel de choix pour ces recherches, grâce à la facilité de sa culture sous le climat de Paris et à l'abondante récolte de bulbes qu'elle fournit chaque année. C'est une Cucurbitacée grimpante de Chine (fig. 2) ; les pieds qui existent à Paris proviennent d'un échantillon compris dans un lot de plantes récoltées par FARGES dans le Sé-Tchuen et envoyées au Muséum en 1893 (FARGES n° 93 in. *Herb. Mus. Paris*). FRANCHET la détermina *Actinostemma paniculatum* Maxim. et en remit un tubercule à M. D. Bois [11] qui multiplia la plante à Crosnes et à l'Ecole de Botanique du Muséum, où elle subsiste depuis cette époque.

Par la suite, GAGNEPAIN [35] ayant examiné de nouveau cette plante contesta la détermination de FRANCHET. « *Il y aurait, dit-il, erreur de genre et d'espèce : elle ne peut être un Actinostemma : 1° par son ovaire triloculaire nettement et entièrement infère ; 2° par son style à 3 branches bistigmatifères au sommet. Au contraire c'est un Schizopepon certainement, bien que je n'en connaisse pas les fleurs mâles* ». En souvenir de FARGES il la nomma *Schizopepon Fargesii* Gagnepain.

Nous avons tenu à vérifier l'identité d'une plante dont nous faisons l'étude chimique.

Il fallait savoir, avant tout, ce qu'est au juste l'*Actinostemma paniculatum* de Maximowicz ex Cogniaux [17] et si la plante déterminée par FRANCHET en diffère.

Cette vérification a été rendue possible grâce à l'amabilité de M. B. FEDSCHENKO qui nous a fait envoyer par son assistant, M. E. G. BOBROV, un très beau fragment de la plante de l'herbier Fischer, type de l'*Actinostemma (Mitrosicyos) paniculatum* Maxim. ; cet échantillon porte des fleurs femelles, il est accompagné de quelques fleurs mâles.

De son examen il ressort que la plante de MAXIMOWICZ est identique en tous points à celle du Muséum ; comme chez cette

dernière, les ovaires sont à trois loges renfermant chacune deux ovules pendants, le style est à trois branches bistigmatifères, elle ne saurait donc être rattachée au genre *Actinostemma* Griff.[38] La critique de GAGNEPAIN, juste pour l'échantillon de FARGES, l'est aussi pour celui de l'herbier FISCHER. Toutefois, comme cette plante est dioïque et que ses fleurs mâles possèdent 5 étamines libres, ainsi que nous avons pu le constater, on ne peut pas la faire rentrer dans le genre *Schizopepon* chez lequel les fleurs sont hermaphrodites et ont trois étamines ; le binôme de GAGNEPAIN ne saurait donc être accepté.

Notre plante se rapproche des *Actinostemma* vrais par sa dioïcie, par le mode de déhiscence de ses fruits munis d'un calypstre à leur sommet, et par le nombre des étamines des fleurs mâles ; elle s'en distingue, pour se rapprocher du genre *Schizopepon*, par son ovaire trilobulaire et la forme des stignates (fig. 3).

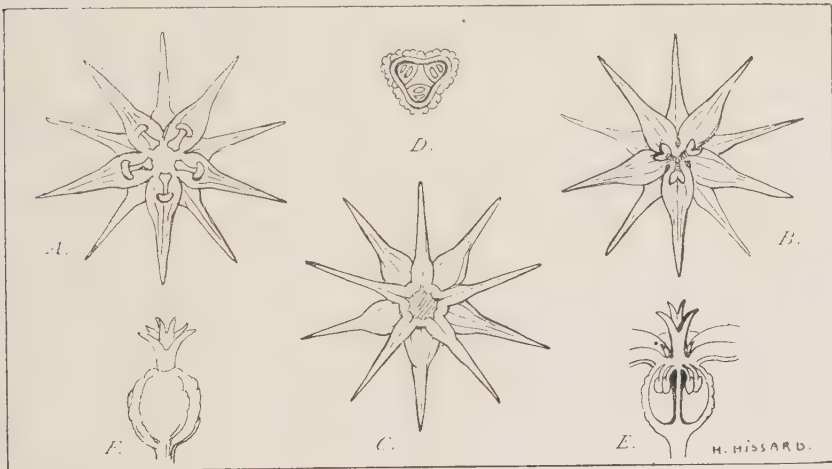


Fig. 3 — Fleur ♂ et ♀ de *Bolbostemma paniculatum*. A, fleur ♂ ; B, fleur ♀ C, fleur nue par la base inférieure ; D, coupe transversale de l'ovaire ; E, coupe longitudinale ; F, aspect externe de l'ovaire.

On peut résumer ces différents caractères dans le tableau suivant :

	<i>Actinostemma</i>	<i>Schizopepon</i>	<i>Plante étudiée</i>
Fleurs	dioïques	hermaphrodites	dioïques
»	paniculées	solitaires	paniculées
Pétales	caudés-acuminés	oblongs	caudés-acuminés
Étamines	5	3	5
Loges de l'ovaire	1	3	3
Stigmates	2	6-8	6
Fruit	à calypstre	à 3 valves long.	à calypstre

L'*Actinostemma paniculatum* Maxim. ne rentre dans aucun des genres de Cucurbitacées décrits jusqu'alors ; il se range dans la classification de G. BENTHAM et de J. D. HOOKER entre le genre *Actinostemma*, d'une part, et les genres *Gynostemma* et *Schizopepon*, d'autre part. On ne peut pas le rattacher au genre *Gynostemma* Blume, chez lequel les cinq étamines sont connées et dont le fruit est une baie. Il était nécessaire de créer un nouveau genre, pour lequel nous avons proposé le nom de *Bolbostemma* Franquet gen. nov. (de Βολβος = bulbe et Στεμμα = couronne, guirlande).

L'ancien *Actinostemma paniculatum* Maxim. doit donc se nommer *Bolbostemma paniculatum* Franquet [33].

A. — Identification du maltose

Ce *Bolbostemma paniculatum* est remarquable par ses bulbes constitués par les écailles foliaires des bourgeons terminaux de stolons souterrains et qui se gorgent de réserves à la fin de l'été, d'amidon et notamment de sucre réducteur (fig. 4.) L'abondance de ce dernier, coexistant avec l'amidon, avait attiré notre attention ; son pouvoir rotatoire élevé, les transformations produites par hydrolyse sous l'action des acides forts ou de la maltase, l'invertine et l'émulsine étant sans effet, tout indiquait qu'il s'agissait de maltose. Il était nécessaire, néanmoins, d'isoler ce principe à l'état cristallisé afin de permettre son identification précise.

Dans le cas présent, le principal obstacle à la formation des cristaux tenait à la présence d'une substance cireuse entraînée en partie, par l'alcool fort bouillant et qui ne se déposait que lentement dans les liqueurs abandonnées au repos. L'acétate de plomb ne précipitant pas cette cire, le seul moyen d'en débarrasser les

solutions alcooliques était de les décanner et de les filtrer fréquemment jusqu'à limpidité persistante. C'est à ce moment qu'une liqueur provenant de l'épuisement, par l'alcool à 95°, de 2 kg. de



Fig. 4. — Bulbes de *Bolbostemma paniculatum* Franquet.

bulbes arrivés à maturité, laissa déposer un sucre cristallisé qui présentait tous les caractères du maltose.

En effet, son pouvoir rotatoire était $[\alpha_D] + 130$; dissous dans l'eau, il présentait une mutarotation faible et positive de 115° à 130° :

Tableau XIII

MUTAROTATION DU SUCRE ISOLÉ

Liquueur à 0,93 pour 100 ; L = 2 dm. ; t = 13°			
	Déviatiou observée	$[\alpha]$	$[\alpha]$
	$\lambda = 5461$	$\lambda = 5461$	$\lambda = 5890$
10' après la dissolution	$\alpha = + 2^{\circ}56$	+ 137,6	+ 118
25' —	$\alpha = + 2^{\circ}62$	+ 140,8	+ 120,2
55' —	$\alpha = + 2^{\circ}36$	+ 143	+ 122,2
13 h. —	$\alpha = + 2^{\circ}88$	+ 151	+ 129,7

Le sucre en question est hydrolysé facilement et totalement par la maltase des Mucédinées ; son osazone est soluble à chaud ; enfin 1 gr. de ce corps réduit la liqueur de Fehling comme 0 gr. 540 de glucose, alors qu'elle est pratiquement sans effet sur la liqueur de Barfoed (solution acétique d'acétate de cuivre).

Le mode de cristallisation est non moins probant. M. GAUDE-FROY, qui a bien voulu procéder à l'examen des cristaux, a obtenu sans peine, par recristallisation, la forme typique en triangles isocèles décrite par LONGCHAMBON [52] ; toutefois, l'angle au sommet mesure généralement plus de 120° et peut atteindre 135° ; les angles aigus sont souvent tronqués perpendiculairement à la base ; celle-ci est allongée suivant l'indice np du cristal.

Le sucre des tubercules de *Bolbostemma paniculatum* est donc bien du maltose authentique. Est-il formé sur place ou vient-il de la tige et des feuilles ? Question capitale à laquelle on ne peut répondre qu'en procédant à l'analyse des diverses parties de la plante.

B. — Glucides des feuilles.

Le limbe de *Bolbostemma* est riche en amidon chlorophyllien, ainsi qu'il est facile de s'en convaincre par l'examen microscopique. Il renferme, en outre, du sucre réducteur, du saccharose et un glucide polyvalent non tributaire de l'invertine, dont l'existence est mise en évidence par l'augmentation du pouvoir réducteur sous l'action de l'acide chlorhydrique, après hydrolyse préalable par la sucrase. Il s'agit d'un principe difficilement hydrolysable : les acides faibles le respectent ; les acides forts eux-

mêmes, à la concentration de 1 %, le touchent à peine après 20 minutes d'ébullition. L'hydrolyse totale n'est obtenue qu'en augmentant la concentration en acide et en prolongeant le temps de chauffe ; pratiquement ce résultat est atteint en chauffant pendant 5 heures au bain-marie, à l'ébullition en milieu chlorhydrique N/4. L'émulsine en vient à bout avec le temps et libère, à peu de chose près, autant de réducteur que les acides forts.

Il n'est pas permis de penser au maltose ; le faible pouvoir réducteur initial des liqueurs, la sensibilité du glucide à l'action de l'émulsine, n'autorise pas cette supposition.

Ce corps serait plus abondant en fin de saison.

On penserait volontiers à quelque polysaccharide, tel que le raffinose ou le stachyose, si le pouvoir rotatoire des liqueurs était plus élevé. Nous n'avons pu, jusqu'alors, isoler le produit en question, faute de matériel suffisant, mais l'étude en sera poursuivie incessamment. La partie aérienne du *Bolbostemma* est relativement grêle, il nous a fallu n'en prélever qu'avec parcimonie pour ne pas compromettre les récoltes en bulbes.

Dans le tableau XIV, $[\alpha_1]$ désigne le pouvoir rotatoire initial ; H, S, X, ST, A, indiquent les teneurs en hexoses, saccharose, glucide indéterminé, sucre total et amidon exprimées uniformément en glucose et rapportées à 100 grammes d'organes frais.

Tableau XIV. — Glucides des feuilles

	Dates	$[\alpha_1]$	H	S	X	ST	A
Limbes	2,VIII,1928	+ 45	0,05	0,12	0,07	0,30	0,25
—	11,VIII,1927	+ 52	0,09	0,19	0,26	0,56	0,40
—	12,VIII,1928	+ 57	0,17	0,34	0,17	0,67	0,34
—	22,IX,1927	+ 56	0,07	0,15	0,14	0,36	0,27
—	13,X,1928	+ 53	0,13	0,12	0,36	0,61	0,15
Pétioles	12,VIII,1928	+ 51	0,03	0,06	0,08	0,17	0,14
—	13,X,1928	+ 65	0,08	0,10	0,17	0,36	0,10

C. — Glucides des tiges.

La tige renferme un peu de réducteur, du sucre de canne et aussi un glucide non tributaire de la sucrase. Nous ne som-

mes pas encore en mesure de dire si ce principe diffère ou non de celui que les acides forts hydrolysent dans la feuille ; comme lui, il est assez résistant et se laisse dédoubler par l'émulsine, mais le pouvoir rotatoire global des extraits alcooliques des tiges est nettement plus élevé que celui des feuilles ; il est supérieur à ce qu'il serait si la totalité du contingent glucidique était constituée uniquement par du saccharose. Force est d'admettre la présence, à côté des hexoses et du sucre de canne, d'un corps fortement dextrogyre. La faible valeur du pouvoir réducteur initial, et le fait que ce glucide est tributaire de l'émulsine, ne permettent pas de penser au maltose.

Il est utile de rappeler, à ce propos, que le maltose manque également dans les parties aériennes de l'Ombilic (BRIDEL [15]) et de la Mercuriale vivace (GILLOT [36]), dont les organes souterrains sont cependant riches en maltose.

C'est en vain que nous nous sommes appliqués à décèler les traces les plus minimes de dextrines dans la tige de *Bolbostemma*. L'amidon, au contraire, y est assez abondant, les cellules du parenchyme médullaire, au voisinage des faisceaux libéroligneux surtout, sont littéralement bourrées de granules amylicés.

Il n'y a pas lieu d'insister de nouveau sur cette condensation passagère des glucides dans la tige ; c'est un phénomène général dont l'équivalent a été signalé plus haut chez la pomme de terre.

Dans le tableau ci-dessous, les abréviations sont les mêmes que dans le tableau XIV.

Tableau XV. — Glucides des tiges

Dates	Parties amylicées	$[\alpha_1]$	H	S	X	ST	A
1, VIII, 1927	tige entière	+ 81	0,10	0,22	0,09	0,42	0,87
11, VIII, 1928	id.	+ 60	0,68	0,25	0,17	1,09	+
29, VIII, 1928	id.	+ 70	0,10	0,13	0,16	0,39	1,01
22, IX, 1927	tiges haut	+ 95	0,18	0,26	0,31	0,75	1,25
	bas	+ 79	0,27	0,32	0,51	1,10	0,86
13, X, 1928	tiges haut	+ 81	0,31	0,38	0,50	1,19	1,08
	bas	+ 75	0,14	0,33	0,25	0,71	1,17

D. — Glucides des Stolons et des Bulbes.

La tige de *Bolbostemma* émet, à sa partie inférieure, un grand nombre de stolons qui s'enfoncent plus ou moins profondément dans le sol. Parmi ceux-ci, il en est dont les bourgeons terminaux se renflent en bulbes, par suite de l'épaississement considérable des écailles foliaires qui se gonflent de réserves ; les autres se développent uniquement en rameaux souterrains pourvus de feuilles étiolées.

Ces deux sortes de formations ne diffèrent pas seulement par leurs caractères extérieurs, mais encore par leur composition glucidique. Les bulbes sont bourrés d'amidon et de maltose, tandis que les rameaux souterrains ne contiennent guère que des hexoses. Entre ces deux extrêmes, il existe, toutefois, des formes de passage ; on trouve, en effet, de temps à autre, des rameaux dont les feuilles sont plus allongées, moins épaisses et moins serrées que les écailles des bulbes normaux, tout en étant, cependant, plus charnues que les feuilles étiolées habituelles. L'étude chimique de ces formations montre que leur composition glucidique est intermédiaire entre celle des bulbes frais et celle des rameaux souterrains. On y trouve, en effet, du maltose et de l'amidon, comme dans les premiers, mais aussi des hexoses, en quantité d'autant plus élevée que les caractères morphologiques sont plus proches de ceux des rameaux souterrains, et inversement.

Ces particularités sont mises en évidence dans le tableau suivant, où les rubriques ont la même signification que dans les tableaux XIV et XV ; on y a toutefois remplacé X par M qui désigne le maltose. Ces analyses ont été effectuées à la fin d'octobre.

Tableau XVI

	[α_1]	H	S	M	ST	A
Rameaux souterrains ordinaires {	+ 6	0,89	traces	traces	1,05	traces
Rameaux souterrains à feuilles moyennement renflées {	+ 37	1,07	0,04	0,38	1,51	2,28
Rameau à feuilles très allongées, mais renflées {	+ 104	0,71	0,60	1,88	3,35	10,82
Bulbe vrai	+ 131	traces	traces	7,06	7,16	17,25

Quant aux *stolons* proprement dits, leur composition est toujours la même, qu'ils portent, ou non, des bulbes : on y trouve des hexoses, du glucose surtout, et un peu d'amidon au voisinage des faisceaux libéro-ligneux. Le maltose y est, sinon complètement absent, du moins en quantité trop minime pour être décelé ; il n'y existe pas trace de dextrines.

Tableau XVII. — Glucides des stolons

Dates	$[\alpha_1]$	H	S	M	ST	A
11 août 1927	+ 52	0,51	0,07	0	0,57	0,37
2 sept. 1927	+ 23	1,09	0	0	1,09	0,30
5 octobre 1928	+ 39	0,72	0,02	0	0,74	1,02
9 octobre 1930	+ 29	0,84	traces	traces	1,12	0,96

Ainsi chez le *Bolbostemma*, comme chez la Pomme de terre, les glucides qui proviennent de la tige sont transformées brusquement, à leur arrivée dans les stolons, en sucres plus simples, c'est-à-dire en monoses, pour s'acheminer sous cette forme vers les bulbes et c'est au niveau de ces organes seulement que se fait la condensation ultime de ces principes. Le stolon, loin d'être le siège d'une polymérisation progressive des substances hydrocarbonées, parachevant celle qui se produisait déjà le long de la tige, marque une solution nette de continuité dans la composition glucidique du courant de sève élaborée, qui va de la feuille aux organes à réserves.

Peu importe alors, du point de vue de l'amylogénèse, que nous ne connaissions pas encore la nature exacte de l'un des glucides présents dans la partie aérienne du *Bolbostemma paniculatum*, puisque nous sommes assurés que le mélange complexe des substances hydrocarbonées de la feuille et de la tige se réduit en hexoses, lors de son passage à travers les cordons stolonifères, et que ces sucres simples constituent le matériel exclusif aux dépens duquel s'élabore la réserve amy lacée, dans les écailles du bulbe. Mais sitôt parvenus dans ces organes, les hexoses subissent une condensation si rapide que, même chez les bulbes les plus jeunes, ces sucres ne représentent généralement qu'une portion minime du contingent glucidique ; ils font alors place à de la fécule et à du maltose.

Quant aux produits intermédiaires entre le maltose et l'amidon,

ils se réduisent à rien. Si les opérations de fixation et d'épuisement ont été effectuées avec de l'alcool de titre suffisamment élevé, c'est-à-dire supérieur à 80°, on ne trouve même pas trace d'amidon soluble dans la pulpe résiduelle. Il peut arriver, dans le cas seulement où cette prescription n'a pas été observée, que l'eau froide entraîne de petites quantités de matières amylacées solubles, colorables en bleu par l'iode. Ces principes résultent d'une légère attaque de l'amidon sous l'action de l'alcool aqueux à l'ébullition, mais ne préexistent pas dans les tissus frais. Pour s'en assurer, il suffit d'épuiser, par de l'eau additionnée d'acétate de plomb, un tubercule réduit en bouillie. On ne dissout, dans ces conditions, que du maltose avec très peu d'hexoses et de sucre de canne, à l'exclusion de toute substance dextriniforme.

A côté de l'amidon et du maltose, on trouve généralement, dans les bulbes de *Bolbostemma*, de petites quantités de monoses et de sucre de canne. Il est difficile de savoir exactement le rôle que jouent ces sucres dans les processus de l'amylogénèse, car ils existent en proportions assez variables d'un individu à l'autre, même lorsqu'il s'agit de bulbes de taille identique, récoltés le même jour. C'est là une particularité qui rend singulièrement délicate l'interprétation des analyses. Seule la présence d'amidon et de maltose est une caractéristique constante, encore est-il que la

Tableau XVIII. — Glucides des bulbes

Dates	Poids moyen d'un bulbe	$[\alpha_1]$	H	S	M	ST	A
1, X, 1931	0 gr. 8	+ 87	0,51	0,07	1,79	2,38	11,98
	3 gr.	+ 103	traces	0,07	2,77	2,88	13,03
	10 gr.	+ 130	traces	0,19	4,30	4,52	15,14
22, IX, 1927	0 gr. 28	+ 88	0,46	traces	0,75	1,25	12,19
	1 gr. 60	+ 103	0,73	0,07	0,96	1,81	13,73
	19 gr.	+ 127	0,10	0,14	4,68	5,17	15,22
2, X, 1930	0 gr. 63	+ 79	0,20	0,28	0,70	1,22	12,98
	0 gr. 70	+ 104	traces	0,11	1,72	1,79	8,58
	6 gr.	+ 109	traces	0,12	2,00	2,21	14,20
15, X, 1927	25 gr.	+ 130	0,13	0,14	6,87	7,56	12,64
26, X, 1927	1 gr.	+ 123	0,16	0,37	3,86	4,50	13,03
	17 gr.	+ 131	traces	traces	7,06	7,16	17,25

richesse en ces deux principes est sujette à d'assez larges fluctuations individuelles.

Quoiqu'il en soit, le fait capital, à savoir la condensation presque instantanée des hexoses en maltose et amidon dans les bulbes, même au début de leur formation, ne peut être mis en doute. Il est non moins certain que les phénomènes de maturation se traduisent par la disparition graduelle des hexoses et par l'augmentation parallèle des teneurs relatives et absolues en maltose et en amidon. Les bulbes parvenus au terme de leur développement renferment jusqu'à 7 % de maltose contre 15 % ou plus d'amidon, par rapport au poids frais. Il n'y a plus trace alors de glucose ni de saccharose.

Ainsi, dans le bulbe de *Bolbostemma*, une fraction importante des hexoses ne se condense pas au delà du stade maltose ; on pourrait dire, il est vrai, que le maltose résulte de l'hydrolyse de l'amidon, le processus d'amylogénèse étant aussi rapide que chez la Pomme de terre. Peu importe, du reste, la chose capitale est que le maltose subsiste en face de l'amidon.

Ce qui est également intéressant c'est que, entre le maltose et les granules amylacés, on n'aperçoit aucun intermédiaire. Nous ne savons même pas si, dans le *Bolbostemma*, la totalité des hexoses qui se condensent finalement en amidon passe obligatoirement par le stade maltose.

S'il en était bien ainsi, le rapport $\frac{\text{Maltose}}{\text{Amidon}}$, dans le bulbe de *Bolbostemma*, devrait peu varier au cours de l'existence de cet organe mais, étant données les différences individuelles que nous avons signalées, l'observation à elle seule est incapable de nous renseigner utilement à cet égard : il est préférable de recourir à l'expérimentation en modifiant l'un des termes de cet équilibre hypothétique.

E.—Essais de condensation artificielle du maltose en amidon dans le bulbe de *Bolbostemma paniculatum*.

Le mieux serait de pouvoir injecter du maltose dans les tissus du bulbe. Cette expérience n'étant pas réalisable pratiquement nous nous sommes contentés, tout d'abord, de placer des bulbes dans des solutions concentrées de maltose. Ce procédé dut vite être

abandonné car, en raison de l'imperméabilité de l'épiderme des bulbes, il ne se produisait aucun échange entre eux et la liqueur sucrée.

Nous avons ensuite tenté de tourner la difficulté en broyant des bulbes dans du maltose additionné d'une trace d'eau. Une moitié de la bouillie sirupeuse ainsi préparée était jetée immédiatement dans l'alcool bouillant pour servir de témoin, l'autre partie était laissée pendant un mois sous toluène à l'étuve à 37°. Après ce laps de temps, on constatait que la teneur en amidon était sensiblement la même dans les deux cas, tout au plus remarquait-on un début d'hydrolyse dans la portion non fixée, c'est-à-dire le résultat inverse de ce qu'on escomptait (1).

Devant cet insuccès qui prouve simplement que les bulbes de *Bolbostemma* sont incapables de fabriquer de l'amidon lorsque les cellules ont été brisées, nous avons mis en œuvre un autre procédé de concentration du milieu intérieur ayant, celui-là, l'avantage de respecter les tissus, à savoir: la dessiccation. Nous avons obtenu, par ce moyen, des résultats qui méritent de retenir l'attention.

F. — Dessiccation des bulbes de *Bolbostemma paniculatum*

Un premier point fut vite acquis : c'est que, lorsqu'on fait subir à des tubercules de *Bolbostemma* une déshydratation suffisamment poussée, c'est-à-dire correspondant à un départ d'eau de 65 à 75% par rapport au frais, tout le maltose contenu dans ces

(1) L'exemple suivant suffira à montrer qu'il n'y avait rien à attendre de ce genre d'expérience :

Le 4 Janvier, 3 bulbes sont coupés en menus morceaux et répartis en deux lots pesant chacun 20 gr. 698 qu'on écrase séparément au mortier avec 5 gr. de maltose pur additionné de quelques gouttes d'eau. Le premier lot est fixé séance tenante par l'alcool bouillant pour servir de témoin, le second est laissé à l'étuve à 37° sous toluène jusqu'au 4 février. Après épuisement par l'alcool fort selon la technique habituelle, on obtient deux liqueurs qui, amenées au même volume (437cc.), possèdent le contenu glucidique suivant :

		Pulpe en expérience	Témoin
Réducteur dans 100 cc. de liqueur	Avant inversion	0,75	0,62
	Après act. de la suc.	0,75	0,77
	Après hydrolyse tot.	1,24	1,24
	[α_D] = + 103		+ 126
D'autre part on a dosé l'amidon dans la pulpe résiduelle :			
Teneur en amidon pour 100 du poids frais		15,76	16,52

organes disparaît; la teneur en sucre soluble total baisse considérablement et l'on ne trouve plus que du saccharose accompagné parfois d'un peu d'hexoses.

Il importe de faire remarquer que ceci se produit quelle que soit la rapidité avec laquelle s'est effectuée la déshydratation. On obtient des résultats absolument identiques en desséchant les bulbes, soit à l'air libre et lentement dans une salle moyennement chauffée, soit à l'étuve à 37%, soit au-dessus d'une bouche de calorifère, soit, plus rapidement encore, sous le vide en présence d'anhydride phosphorique, soit enfin sous le vide et à 0° C. par le procédé utilisé dans l'industrie pour la préparation des extraits de glandes. Il est à noter que la température à laquelle est faite l'expérience semble ne pas influencer sur les résultats. Il importe peu également que les

Tableau XIX. — Glucides dans le bulbe de Bolbostemma après dessiccation par divers procédés

Dates	Mode de dessiccation	Perte en eau %	$[\alpha_1]$	H	S	M	ST	A
8, XI	à l'air	69,2	+ 63	0,26	3,13	0	3,23	+
1, XI	à l'étuve à 37°	75	+ 53	0,86	2,94	0	4,00	13,58
1, X	sous le vide	76	+ 69	0,33	2,91	0	3,45	11,21
9, XII	id	73	+ 61	0,20	2,50	0	2,65	19
1, I	id.	66	+ 72	0,51	3,53	0,30	4,54	15,65
13, XII	procédé Choay	71	+ 73	0	0,86	0	0,91	20,40
5, I	au dessus d'un calorifère	70	+ 62	0,39	2,79	0	3,28	13,54
		53	+ 81	0,41	3,31	0,84	4,78	1,72

bulbes soient portés à la dessiccation entiers ou coupés en fines tranches. Ces données préliminaires une fois acquises, il y avait lieu de se demander d'où provient le saccharose que l'on trouve dans les bulbes desséchés et ce que devient le maltose qui disparaît.

Pour essayer de répondre à ces deux questions, il est indispensable de comparer la composition glucidique des organes déshydratés à celle de témoins intacts. On ne saurait tirer de renseignements sérieux de la comparaison glucidique de bulbes *différents* analysés séparément car les *variations* individuelles sont trop considérables. On aurait plus de garanties en analysant les deux parties d'un tubercule partagé seulement en deux, cependant la répartition des principes hydrocarbonés n'est pas forcément la même dans les différentes régions de l'organe. Le seul procédé sûr, en l'occurrence, consiste à couper en deux parties égales chaque écaille du ou des bulbes étudiés et de constituer deux lots dont l'un est desséché et l'autre fixé séance tenante par l'alcool bouillant.

Les résultats ainsi obtenus sont consignés dans le tableau suivant :

Tableau XX

Dates		$[\alpha_1]$	$[\alpha_2]$	H	S	M	S.T	A
13, XII	Frais	+ 112	+ 50	0,07	0,88	4,58	5,72	10,2
	Sec	+ 63	— 11	0	1,05	0	1,10	14,40
5, XII	Frais	+ 115	+ 47	0	0,62	5,59	6,57	17,20
	Sec	+ 74	— 11	traces	3,37	0	3,72	20,23
15, III	Frais	62	— 18	1,18	0,50	3,25	5,12	8,21
	Sec	+ 51	— 15	0,70	2,35	0	3,18	9,06
5, IV	Frais	+ 134	+ 51	1,52	0,25	5,78	6,75	17,07
	Sec	+ 65	— 15	0,10	2,11	0	2,32	24,50
12, II	Frais	+ 106	+ 45	traces	0,84	3,46	4,36	8,80
	Sec	+ 59	— 13	0,30	1,30	0	1,67	12,27
12, III	Frais	+ 103	+ 39	0,30	1,02	4,50	5,85	11,10
	Sec	+ 63	— 14	0 26	2,51	0	2,90	15,35

D'après ces chiffres, même en tenant le plus large compte des erreurs possibles, il semble que la teneur en saccharose s'élève dans les bulbes de *Bolbostemma* par suite de la dessiccation. Il paraît également permis de croire que la richesse en amidon est plus grande dans les tissus desséchés que dans les tissus frais. Si nous gardons une certaine réserve, malgré les chiffres que nous venons de donner, c'est que les dosages d'amidon sont bien moins précis que ceux des glucides solubles. Il n'en demeure pas moins impressionnant que l'excès se trouve toujours du côté des tissus desséchés. Mais ce qui mérite surtout d'emporter la certitude, c'est qu'il y a correspondance suffisante entre les quantités de maltose disparues et les poids d'amidon et de saccharose qui se sont formés.

Il va sans dire que les dosages d'amidon ont été l'objet d'une attention toute particulière de notre part ; ils ont été effectués selon la technique indiquée au début de notre travail et, à titre de vérification, nous avons utilisé concurremment la méthode qui consiste à doser le réducteur qui se forme, au bout d'un temps donné, sous l'action d'une même quantité d'extrait total de pancréas, à partir de la portion de bulbe desséchée et du témoin intact (1). Les résultats ainsi obtenus comparés à ceux qu'on obtient en traitant de même façon des quantités connues de fécule anhydre permettent de calculer les teneurs en amidon.

Les valeurs trouvées au moyen de cette technique correspondaient exactement à celles que nous donnait notre procédé habituel de dosage.

G. — Utilisation des réserves et germination

Pendant la période de vie ralentie qui succède à la maturation des bulbes, les réserves contenues dans ces derniers ne subsistent pas telles quelles mais subissent un remaniement qui est plus ou moins rapide suivant les conditions climatiques. Généralement, dès le mois de décembre, avant qu'aucune modification morphologique ne soit apparente, il se forme des quantités appréciables

(1). Ce procédé nous avait été indiqué par M. Bridel. Depuis Mlle C. Bourdouil [12] a mis au point une méthode de dosage biochimique de l'amidon basée sur son application.

de saccharose dans les bulbes, étant donnée l'absence complète, ou peu s'en faut, de ce sucre dans les bulbes parvenus à maturité, force est d'admettre qu'il provient du maltose et de l'amidon dont les teneurs diminuent graduellement.

Les choses se passent de même dans le rhizome de *Mercuria*-le vivace, comme GILLOT [36_b] l'a constaté ; dans ces derniers, il se forme aussi d'importantes quantités de saccharose au détriment du maltose et de l'amidon, lors de l'utilisation des réserves.

Contrairement à ce qu'on aurait pu supposer, les hexoses n'apparaissent que tardivement. Il arrive souvent que des bulbes, déjà pourvus de germes d'une dizaine de centimètres de long, n'en renferment que très peu, que ces sucres aient été utilisés pour le développement des nouveaux rameaux ou pour les besoins de la respiration.

Tableau XXI. — Glucides des bulbes en voie de germination

Dates	$[\alpha_1]$	H	S	M	S.T	A
5, XII, 1930	+ 115	traces	0,62	5,59	6,57	17,20
9, I, 1930	+ 107	0,71	0,72	2,64	4,25	9,42
12, II, 1930	+ 96	traces	0,84	3,46	4,36	8,80
1, III, 1930	+ 103	0,30	1,02	4,50	5,85	11,10
15, III, 1930	+ 62	1,18	0,50	3,25	5,12	8,21

N. B. — Les chiffres donnés dans ce tableau se rapportent à des bulbes laissés en terre. Il va sans dire que la reprise de la végétation est sous la dépendance des conditions climatiques et que sa date et son accélération varient beaucoup suivant les années. Nous avons pu constater aussi qu'il existe de grands écarts dans la vitesse de la dégradation des réserves d'un individu à l'autre. Ces différences individuelles semblent en grande partie fonction de la grosseur des bulbes qui est comprise dans des limites très larges.

Des phénomènes absolument semblables ont déjà retenu notre attention dans l'étude de la Pomme de terre et dans celle du Colchique. Dans les trois cas, il n'est pas douteux que la formation du sucre de Canne ne précède celle des hexoses.

Quant aux germes, ils ne renferment guère que des hexoses ; leur composition glucidique rappelle celle des stolons, avec cette différence toutefois qu'ils sont beaucoup plus riches en lévulose

comme l'indique la faible valeur du pouvoir rotatoire global de leur contingent glucidique soluble. On peut assigner au mélange d'hexose contenu dans les germes un pouvoir rotatoire moyen $[\alpha']$ égal à + 10 ce qui donne, pour le rapport $\frac{\text{Glucose}}{\text{Lévulose}}$, 2,24, alors que chez les stolons $[\alpha']$ atteint + 35 et le rapport $\frac{\text{Glucose}}{\text{Lévulose}} = 7,23$.

Tableau XXII. — Glucides des germes

Dates	$[\alpha_1]$	H	S	M	ST	A
Avril	+ 17	1,59	0,20	0	1,79	0,59
Mai	+ 19	1,07	0,13	0	1,20	traces

H. — Les diastases du bulbe de *Bolbostemma paniculatum*.

Les pouvoirs diastasiques que présentent, *in vitro*, les bulbes de *Bolbostemma* ne suffisent pas à expliquer complètement les transformations que l'on observe lors de la germination.

La pulpe réduite en bouillie, ajoutée à un empois épais d'amidon, en détermine la liquéfaction rapide ; après 40 minutes de contact à la température du laboratoire, la liqueur donne déjà la coloration rouge des érythrodes trines et, vingt quatre heures plus tard, toute coloration par l'iode a disparu. Puis, une fois le stade disaccharide atteint, l'hydrolyse se poursuit avec une lenteur extrême. Du reste, il est facile de vérifier directement combien faible est l'activité de la maltase des bulbes de *Bolbostemma* en faisant agir la pulpe sur une solution de maltose pur.

Nous avons pu ainsi constater que, dans une solution renfermant 2,5 % de maltose et additionnée de deux fois plus de pulpe broyée, 9,7 % seulement du maltose avait été transformé en glucose après huit mois de séjour à l'étuve à 37° et sous toluène.

Vis-à-vis du saccharose, les tissus des bulbes sont beaucoup plus actifs ; dans une solution à 2,5 % de saccharose et additionnée de 5 % de pulpe broyée, 25 % du sucre de canne sont hydrolysés au bout de seize jours.

Ces expériences ont été effectuées avec des bulbes déterrés

au mois de mai c'est-à-dire à l'apogée de la germination, mais, au mois de décembre, les bulbes possédaient des propriétés diastasiques analogues.

Bref, les propriétés fermentaires du bulbe de *Bolbostemma paniculatum* examinées *in vitro*, ne présentent aucun caractère qu'on n'ait déjà rencontré chez les organes à réserves amylacées d'origines diverses. Tout au plus pourrait-on être frappé par l'énergie peu ordinaire de son pouvoir amylolytique ; ce n'est pas là toutefois un caractère original des plantes à maltose, nous avons vu que les tubercules de Colchique réduits en bouillie liquéfiaient très rapidement aussi l'empois d'amidon.

CHAPITRE IV

LA GENÈSE DE L'AMIDON CHEZ LE HARICOT

Un autre cas d'amylogénèse nous est offert par diverses plantes de la famille des Légumineuses dont les graines renferment, à côté de l'amidon, non seulement du sucre de canne, mais encore du raffinose ou du stachyose. D'où viennent ces polysaccharides ; les trouve-t-on dans les divers organes de la plante comme on y rencontre le saccharose, ou seulement dans la graine ? C'est cette seconde alternative qui correspond à la réalité, ce qui tendrait à faire croire que ces sucres jouent un certain rôle dans l'élaboration du contingent amylicé. Mais, alors, quelles sont leurs vicissitudes au cours de la maturation de la graine ?

Pour répondre à ces questions nous nous sommes adressé au Haricot ordinaire (*Phaseolus vulgaris* L.) et au Haricot d'Espagne (*Phaseolus multiflorus* Willd.).

La présence d'un polysaccharide, dans la graine de Haricot fut reconnue par SCHULZE et PLANTA [70], en 1897, qui en firent un trisaccharide et l'assimilèrent au Lupéose de la semence de Lupin. En 1913, C. TANRET [86_a] isola à l'état de pureté, à partir de la graine de Haricot, du saccharose ainsi que le glucide signalé par SCHULZE et PLANTA ; Il en détermina les caractéristiques physiques et chimiques et constata ainsi que le lupéose de SCHULZE était en réalité un tétrasaccharide identique en tous points au stachyose des Crosnes du Japon.

Plus récemment H. HERISSEY et R. SIBASSIÉ [41] s'appliquèrent à déterminer, par les méthodes biochimiques, les différences de composition glucidique que présentent entre elles les semences de diverses espèces et variétés de Haricot.

En dehors du travail déjà ancien et purement anatomique de SACHS [76_a], nous ne possédons aucune recherche d'ensemble sur

la genèse de l'amidon chez le Haricot. Il serait illusoire d'espérer tirer, du seul examen microscopique, des données précises sur les questions qui nous intéressent, car il n'existe pas de réactions spécifiques de coloration permettant d'identifier, *in situ*, les glucides et encore moins de distinguer entre eux différents isomères dans un milieu aussi complexe que la cellule végétale.

Aussi avons-nous repris, dans [le même esprit que dans les chapitres précédents, l'étude de la genèse de l'amidon chez le Haricot ; ici encore nous suivrons les glucides depuis la feuille jusqu'au lieu de leur mise en réserve, aux diverses époques de la végétation, en tenant compte, pour le dosage du stachyose, des particularités qui ont été exposées en détail dans la « Technique ».

A. — Glucides des feuilles

Comme dans la généralité des cas, on trouve, dans la feuille du Haricot, du saccharose, du sucre réducteur et des granules d'amidon ; le stachyose fait défaut. Il n'a pas été possible d'y déceler traces de dextrine bien que MICHEL-DURAND [60] ait signalé la présence de ces principes dans la feuille du Haricot, en quantité minime, il est vrai, puisqu'ils ne représenteraient pas plus des 0,04 de la totalité des sucres solubles. Il importe de remarquer que cet auteur, pour entraîner les dextrines, faisait macérer les feuilles dans de l'eau additionnée de 1 pour 100 de fluorure de sodium, or la faible valeur antiseptique de ce sel est bien connue maintenant ; de plus, en l'absence de toute donnée polarimétrique, les renseignements ainsi obtenus manquent de précision.

Dans ses analyses de feuilles de Haricot, MICHEL-DURAND fait figurer sous la rubrique « glucosides » d'importantes quantités de réducteur qui proviendraient de l'hydrolyse à 120° par l'acide sulfurique de substances hydrocarbonées solubles, autres que les sucres réducteurs et les glucides tributaires de l'invertine, précipitables ou non par l'extrait de Saturne. Ce ne sont pas là de véritables glucosides au sens ancien du mot, car, pour notre part, nous n'avons pu identifier aucun véritable hétéroglucide dans le libebe de *Phaseolus vulgaris*. Les sucres dosés par MICHEL-DURAND proviennent, sans doute, de l'hydrolyse de substances gommeuses

particulièrement abondantes chez les Légumineuses, ou de la dégradation de traces de glucides laissées par l'extraction alcoolique.

On ne s'étonnera pas de constater que, dans le limbe de la feuille de Haricot, comme dans celui de la plupart des plantes supérieures, le sucre de canne existe en proportion plus grande que le réducteur. En passant dans le pétiole, la majeure partie du sucre cristallisable est hydrolysée comme le montre la valeur du rapport pondéral du saccharose au sucre réducteur dans cet organe.

Ci-dessous, ainsi que dans les autres tableaux de ce chapitre, $[\alpha_1]$ et $[\alpha_2]$ désignent les pouvoirs rotatoires, avant et après inversion, de l'ensemble des glucides solubles ; sous les rubriques T, H, S, St, A, figurent les pourcentages respectifs, par rapport au poids frais, du sucre soluble total évalué en glucose, du sucre réducteur, du saccharose, du stachyosé et de l'amidon ; R/S est le rapport du réducteur au saccharose.

Tableau XXIII. — Glucides des feuilles

Plantes étudiées	Dates	Organes analysés	$[\alpha_1]$	H	S	St	A	R/S
Haricot de Soissons	20, VIII	L	+ 47	0,32	0,46	0	0,44	0,69
		P	+ 49	0,91	0,53	0	0,80	1,71
Haricot noir de Belgique	21, VII	L	+ 54	0,26	0,36	0	0,63	0,72
		P	+ 52	0,70	0,46	0	0,40	1,52
	27 VIII	L	+ 43	0,24	0,69	0	0,58	0,14
		P	+ 32	0,15	0,21	0	0,23	0,71
	1, X	L	+ 58	0,09	0,38	0	0,17	0,23
		P	+ 56	0,39	0,49	0	0,35	0,79
Haricot d'Espagne	8, VIII	L	+ 30	0,11	0,47	0	0,55	0,23
		P	+ 44	0,26	0,39	0	0,10	0,66
	17, X	L	+ 55	0,14	1,17	0	0,58	0,12
		P	+ 48	0,37	0,59	0	0,46	0,63

Tableau XXIV. — Glucides de la tige

Dates	Parties analysées	$[\alpha_1]$	T	H	S	St	A	R/S
<i>Haricot de Soissons à rame</i>								
22, V	jeune tige entière	+ 38	0,50	0,35	0,14	0	0,21	2,50
28, VI	haut	+ 34	1,65	0,89	0,73	0	1,35	1,22
	bas	+ 52	0,76	0,11	0,62	0	1,06	0,18
<i>Haricot noir de Belgique</i>								
30, VI	haut	+ 42	0,99	0,51	0,47	0	3,19	1,08
	bas	+ 59	0,80	0,29	0,48	0	1,73	0,60
12, VII	haut	+ 53	1,42	0,81	0,57	0	2,17	1,42
	bas	+ 57	0,68	0,29	0,38	0	1,37	0,76
27, VII	haut	+ 45	0,70	0,31	0,37	0	1,94	0,84
	bas	+ 53	0,34	0,12	0,21	0	0,50	0,57
20, VIII	haut	+ 57	0,90	0,33	0,54	0	1,57	0,61
	bas	+ 38	0,70	0,16	0,51	0	1,01	0,31
<i>Haricot d'Espagne</i>								
8, VIII	haut	+ 33	1,07	0,31	0,72	0	1,35	0,43
	bas	+ 49	0,92	0,15	0,73	0	0,96	0,21
<i>Haricot Colosse</i>								
14, VII	haut	+ 49	1,47	0,62	0,81	0	2,81	0,76
	bas	+ 53	0,97	0,28	0,65	0	1,14	0,67

B. — Glucides de la tige et de la racine

La tige est rapidement le siège d'une condensation des hexoses d'autant plus prononcée qu'on se rapproche de la base ainsi qu'en témoigne l'augmentation du rapport R/S en descendant le long de la tige. Tout ceci est conforme à ce que l'on observe dans la plupart des plantes supérieures.

A noter la grande richesse en amidon de tout le tissu parenchymateux de la tige, richesse s'atténuant dans la partie inférieure en raison de la lignification qui s'y produit. Sans aucun doute, la tige fonctionne comme un entrepôt provisoire de réserves que la plante utilise suivant les besoins du moment. Le même rôle est certainement dévolu à la racine charnue du Haricot d'Espagne ; celle-ci est bourrée d'amidon. Lorsqu'on hydrolyse, par les acides forts, les extraits alcooliques de cet organe après action préalable de la sucrase, on observe une augmentation du pouvoir réducteur due sans doute au dédoublement de la phaseosaponine, glucoside que F. B. POWER et A. H. SOLWEY [71] ont signalé dans la racine de *Phaseolus multiflorus*. En tous cas, les valeurs des déviations polarimétriques ne permettent pas de supposer qu'il s'agisse de stachyose.

C. — Glucides des fruits et des graines

La tige de Haricot, dans ses parties anciennes, se comporte momentanément, ainsi qu'on vient de le voir, comme un véritable organe à réserve, pourvu d'amidon en abondance, de saccharose et d'un peu de sucre réducteur. Les mêmes glucides sont présents aussi dans les semences mûres, mais on y rencontre en plus du stachyose, sucre qui fait totalement défaut dans les autres parties de la plante. Pour savoir sous quelle forme le contenu glucidique de la tige émigre dans les jeunes graines, il est nécessaire de connaître la composition du pédoncule fructifère et de la gousse, organes que les substances hydrocarbonées doivent traverser pour parvenir au lieu de leur condensation définitive.

Le pédoncule qui porte les gousses de haricot est mince et ne mesure que de 1 à 2 cm. au plus de longueur ; ses tissus sont constitués

en majeure partie d'éléments libériens et vasculaires tandis que le parenchyme, surtout celui de la moelle, est très restreint. Dans ces conditions, rien d'étonnant à ce que les sucres séjournent peu dans cet organe qui, de ce fait, est relativement pauvre en glucides. On y trouve quelques rares granules amylacés ; quant aux sucres solubles, ils sont représentés par de petites quantités de réducteur et de saccharose. Dans les échantillons que nous avons analysés, le sucre cristallisable était un peu plus abondant que le réducteur.

Les *gousses* se présentent avec un aspect bien différent : elles ne renferment pas trace de saccharose pendant la plus grande partie de leur existence, mais elles sont abondamment pourvues de réducteur comme l'avait constaté G. TANRET [87]. Le glucose et le lévulose sont en proportion telle que le pouvoir rotatoire résultant du mélange est nettement négatif.

A tout âge les cosses renferment des granules amylacés situés dans la partie moyenne, de préférence au voisinage des faisceaux libéro-ligneux et en quantité assez importante dans les cellules de l'exocarpe comme le signalait déjà SACHS [76_a]. *On n'y trouve jamais de dextrines ni de stachyose.*

Le pourcentage en amidon, faible dans les toutes jeunes gousses, augmente avec l'âge de ces organes pour finalement

Tableau XXV. — Glucides des cosses

	[α_1]	[α_2]	T	H	S	St	A
Haricot de Soissons à rame							
Cosses par rang d'âge et de taille	— 32	— 32	1,69	1,69	0	0	0,30
	— 30	35	1,53	1,36	16	0	1,67
	— 5	— 27	2,91	2,08	0,79	0	1,85
	+ 11	— 26	1,59	0,80	0,75	0	2,23
	+ 19	— 31	0,95	0,40	0,53	0	1,80
Haricot noir de belgique							
Cosses par rang d'âge et de taille	— 13	— 19	0,99	0,83	0,16	0	0,65
	+ 6	— 20	2,34	1,53	0,81	0	0,98
	+ 31	— 36	1,35	0,68	0,58	0	1,01
Haricot d'Espagne							
Cosses par rang d'âge et de taille	— 21	— 39	3,46	2,52	0,51	0	0,35
	— 18	— 21	1,22	0,90	0,30	0	0,83
	— 17	— 25	2,51	2,12	0,37	0	1,04
	— 17	— 28	2,69	2,12	0,54	0	1,32

tomber à rien après la maturation des graines. Le vieillissement des gousses se traduit encore par l'apparition du saccharose dans leurs tissus. Ce phénomène est corrélatif d'un appauvrissement progressif en sucre total. La teneur en eau ne tarde pas à diminuer aussi, et, à la fin, tous les glucides, à l'exclusion de la cellulose, disparaissent.

Les *graines* de Haricot sont, dès le début, le siège d'une polymérisation très active des sucres ; elles transforment rapidement le mélange de glucose et de lévulose que leur délivrent les gousses, en amidon et en saccharose de sorte que, même dans les grains très jeunes, gros à peine comme une tête d'épingle, ces deux derniers glucides sont en excès par rapport au réducteur.

La condensation des sucres en amidon se fait d'emblée, sans qu'il soit possible d'en saisir les stades intermédiaires, dextrines et maltose, quel que soit l'âge des graines, sont rigoureusement absents. Il nous a bien été donné d'observer, parfois, au microscope, l'apparition d'une coloration rougeâtre du suc cellulaire des tissus au voisinage du funicule, dans de jeunes graines de haricot, sous l'action de la liqueur iodo-iodurée. On ne saurait toutefois conclure de cette réaction de spécificité incertaine (R. Reilhes [75]) à la présence de dextrines car l'analyse chimique la plus minutieuse ne permet pas de trouver trace de ces principes.

A mesure que les graines augmentent de taille leur richesse en amidon s'élève lentement et progressivement, tandis que leur teneur en sucre réducteur s'abaisse. Quant au saccharose, il demeure en proportion sensiblement constante.

Ces remarques se vérifient durant la plus grande partie de la croissance des graines ; mais lorsque ces dernières approchent de leur taille définitive, il se produit un brusque changement : le starchyose qui, jusqu'alors était absent, fait son apparition, d'abord en quantité minime, mais pour atteindre très vite un taux voisin de 2 p. 100 par rapport au poids frais. En particulier, ce phénomène se traduit par la valeur positive élevée du pouvoir rotatoire global des sucres solubles. En même temps, la richesse amylacée passe rapidement de 5 à 40 % par rapport aux grains frais, lorsque les gousses commencent à se dessécher.

Tableau XXVI. — Glucides des graines

	[α_1]	[α_2]	T	H	S	St	A
Haricot de Soissons à ramé							
semences	+ 109	+ 19	4,51	0,11	1,91	2,20	37,03
grains très petits	+ 52	— 16	1,58	0,17	1,28	0	1,30
» petits	+ 74	— 15	1,06	0,12	0,89	0	4,43
» moyens	+ 98	+ 2	1,21	0,03	0,94	0,23	22,51
» mûrs	+ 128	+ 37	4,07	0,13	1,94	1,86	35,66
Haricot noir de Belgique							
grains très petits	+ 57	— 13	1,39	0,22	1,11	0	2,09
» petits	+ 61	— 18	1,41	0,16	1,20	0	4,37
» moyens	+ 70	— 14	1,53	0,08	1,38	0,07	6,90
» adultes	+ 108	+ 28	4,26	0,06	1,96	1,83	34,70
» mûrs	+ 117	+ 27	4,76	0,10	3,03	1,36	42,00
Haricot d'Espagne							
grains petits	+ 33	— 23	2,45	0,82	1,54	0	1,98
» moyens	+ 74	— 9	1,89	0,32	0,41	0,24	4,60
» mûrs	+ 100	— 15	7,24	0,20	4,33	2,27	38,70

Ainsi que nous avons déjà eu lieu de le dire, les graines de Haricot parvenues à maturité sont caractérisées par une abondante réserve d'amidon qu'accompagnent toujours, en quantité moindre mais non négligeable, du stachyose et du sucre de canne. On retrouve les mêmes glucides, et en proportions analogues, dans les semences de Haricot conservées à l'abri de l'humidité ; en raison de la faible hydratation de leurs tissus, leur composition glucidique ne varie pas de manière appréciable avec le temps.

Rien dans les observations qui viennent d'être relatées ne permet d'établir une relation quelconque entre la présence du stachyose et celle du saccharose d'une part et les processus de l'amylogénèse d'autre part. On peut constater seulement que l'amidon, le sucre de canne et le stachyose s'emmagasinent dans les semences de Haricot en quantités très inégales, pour y subsister comme substances de réserves tant que dure la vie ralentie.

Il nous reste à voir ce que deviennent ces substances à la reprise de la végétation, comment et dans quel ordre elles sont utilisées.

D. — Transformations des glucides au cours de la germination des graines de haricot

Des semences furent mises en germination sur du sable humide, en serre chaude et à l'obscurité. Cotylédons et germes étaient analysés séparément quatre ou dix jours après le semis.

La première particularité intéressante à noter chez les semences de Haricot en voie de germination est la dissemblance de composition glucidique qu'on observe entre les plantules et les cotylédons ; cette différence est rendue évidente, de prime abord, par les valeurs du pouvoir rotatoire spécifique de la totalité des sucres solubles : celles-ci sont de sens opposé dans les deux organes, les extraits alcooliques de germes étiolés étant toujours nettement lévogyres et ceux des cotylédons se montrant, au contraire, dextrogyres.

Les jeunes germes étiolés renferment surtout du sucre réducteur, et un peu de saccharose ; on n'y trouve pas trace de stachyose, l'amidon s'y rencontre, mais seulement en petite quantité. D'après nos analyses, on peut attribuer, comme valeur moyenne au pouvoir rotatoire des sucres réducteurs présents dans les germes $[\alpha]_D = -40$ pour $t = 17^\circ$, d'où l'on calcule que leur composition est telle que le rapport du dextrose au fructose (G/F) est sensiblement égal à 0,56.

Cette particularité semble indiquer que dans ces organes, l'activité de la respiration l'emporte sur celle des phénomènes de croissance puisque beaucoup de physiologistes (BROWN et MORRIS [16], LINDET [51], MOLLIARD [61], COLIN [18], en particulier) admettent que le lévulose est un aliment plastique, tandis que le glucose sert de préférence à l'entretien des combustions respiratoires.

Quant aux *cotylédons en voie de digestion*, ils sont remarquables par la rapidité avec laquelle ils utilisent le stachyose alors que le saccharose et l'amidon disparaissent beaucoup plus lentement : le tétrasaccharide qui n'était apparu que sur le tard, dans la graine de Haricot, est le premier à en partir au moment de l'utilisation des réserves. Les sucres séjournent peu à l'état d'hexoses dans les cotylédons des semences en germination, la quantité de réducteur qu'on y peut doser est toujours insignifiante, ce dernier émigre vers les jeunes germes à mesure qu'il se forme.

Tableau XXVII. — Germination du Haricot

	$[\alpha_1]$	$[\alpha_2]$	T	H	S	St	A
Haricot de Soissons							
Cotylédons	+ 70	0	0,63	0,09	0,52	traces	13,77
germes étiolés	- 15	- 26	1,26	1,11	0,15	0	traces
Cotylédons	+ 75	- 5	1,18	traces	0,95	traces	19,93
germes verdis	+ 23	- 20	0,59	0,35	0,23	0	traces
Haricot d'Espagne							
Cotylédons	+ 65	- 21	1,98	0,10	0,78	0	17,09
germes étiolés	- 10	- 48	1,01	0,63	0,35	0	traces
Cotylédons	+ 64	- 7	1,01	0,18	0,94	0	1,13
germes étiolés	- 9	- 25	1,46	1,11	0,33	0	traces

En résumé, cette étude du Haricot nous a permis de constater que le stachyose qu'on trouve dans la graine de cette plante n'apparaît, dans celle-ci, qu'au moment de la maturation pour constituer une réserve que la jeune graine utilise rapidement à la reprise de la végétation. De plus, on a pu vérifier que le stachyose n'existe dans aucune autre partie de la plante.

Rien, dans nos analyses, ne permet d'établir de rapport entre la présence du stachyose, dans la graine de Haricot, et les processus d'amylogénèse, tout se passe comme si l'élaboration et l'évolution de ces deux principes s'effectuaient indépendamment. Du reste, on sait que les graines de certaines Légumineuses ne possédant pas de réserve amylacée contiennent néanmoins du stachyose (1).

(1) Tel est le cas de la graine de *Soja hispida* dont voici la composition glucidique

Glucides	Réducteur	0,15	
%	Saccharose	5,28	$[\alpha_1] = + 121$
d'un poids frais	Stachyose	2,29	
	Amidon	traces	

En ce qui concerne la formation de l'amidon dans la graine du Haricot, le processus est extrêmement rapide, même dans les tout jeunes grains ; l'analyse chimique ne révèle pas la moindre trace de produits intermédiaires entre les hexoses et l'amidon. Comme on l'observe dans la plupart des organes végétaux riches en amidon, la substance amylacée, dans la graine du Haricot, est accompagnée d'une quantité appréciable de saccharose ; on remarquera que ce sucre subsiste même dans les semences mûres.

Les vicissitudes que subissent les glucides élaborés par la feuille de Haricot avant de parvenir à la graine et les transformations qui s'opèrent dans cette dernière au cours de son développement se trouvent résumées dans le tableau suivant :

Tableau XXVIII. — Glucides des différents organes du haricot de Soissons à rame

Parties analysées		$[\alpha_1]$	$[\alpha_2]$	T	R	S	St	A
Feuilles	limbe	+ 47	— 11	0,81	0,32	0,46	0	0,44
	pétiole	+ 49	+ 20	1,48	0,91	0,53	0	0,80
Tige	haut	+ 34	— 5	1,65	0,89	0,73	0	1,35
	bas	+ 52	— 11	0,76	0,11	0,62	0	1,04
Pédoncules		+ 51	— 10	0,92	0,33	0,56	0	très peu
Cosses	tr. jeunes	— 41	— 41	2,24	2,24	0	0	1,25
	jeunes	— 30	— 35	1,53	1,36	0,16	0	1,67
	âgées	+ 19	— 31	0,95	0,40	0,53	0	1,80
tr. petits		+ 52	— 16	1,58	0,17	1,28	0	1,30
grains	petits	+ 74	— 15	1,06	0,12	0,89	traces	4,43
	plus gros	+ 98	+ 2	1,21	0,03	0,94	0,23	22,71
	mûrs	+ 128	+ 37	4,07	0,13	1,94	1,86	35,66

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

a) — Nous abordions ces recherches avec l'espoir que les processus de l'amylogénèse qui, chez beaucoup de plantes à réserves amylacées, comme la Pomme de terre, s'effectuent trop rapidement pour qu'il soit possible de saisir les étapes de la condensation des hexoses en amidon pouvaient, dans certains cas privilégiés, suivre un rythme suffisamment ralenti pour permettre de saisir le mécanisme de la synthèse de la matière amylacée. Les affirmations de LECLERC DU SABLON [49] qui signala jadis la présence de dextrines dans les tubercules du Colchique, les observations microscopiques de MAIGE [54] sur l'apparition, dans les embryons des graines de Haricot, de substances dextriniformes à la suite de traitements appropriés et surtout le fait qu'on avait constaté, ces dernières années, de façon indubitable, l'existence de maltose libre dans la partie souterraine de trois plantes appartenant à des familles très éloignées, nous donnaient le droit de former cette espérance.

b) — Nous avons été déçu : nulle part nous n'avons rencontré de dextrines, pas même dans le Colchique. Quant au maltose, si peu commun, comme on le sait, chez les plantes supérieures, il est rigoureusement absent du tubercule de Pomme de terre et de celui de Colchique, mais nous l'avons trouvé en assez grande abondance dans le *Bolbostemma paniculatum*. Reste à savoir s'il doit être considéré, en l'espèce, comme un terme obligatoire de la condensation des hexoses en amidon ou comme une réserve indépendante de la matière amylacée.

c) — On ne connaît pas de graines ou de tubercules à réserves amylacées où le rendement soit tel qu'il ne subsiste plus du tout de sucres à côté des granules amylacés. Il y a toujours, même à l'époque de la maturité, des traces, pour le moins, du sucre réducteur à côté de l'amidon. Bien plus, les hexoses ne sont jamais seuls, il y a généralement un autre saccharide.

d) — Les quatre types de plantes à amidon étudiés par nous ne font pas exception. A côté de l'amidon, et en plus du sucre réducteur, nous avons trouvé :

1° Du *saccharose*, dans le tubercule de Pomme de terre ; ce sucre est d'abord peu abondant dans les hernies du stolon, les glucides solubles présents dans ces ébauches de tubercules sont constitués, en majeure partie, de réducteur, mais la teneur en hexoses diminue à mesure que les tubercules s'accroissent et, en même temps, la proportion du saccharose s'élève rapidement pour atteindre un maximum au delà duquel elle baisse progressivement jusqu'à la maturité, époque où les tubercules ne renferment qu'une quantité minime de sucre de canne et des traces de réducteur.

2° Du *saccharose* également, dans le tubercule du *Colchique* ; lorsque ce dernier est à peine formé, il est très riche en sucre cristallisable, les tubercules plus développés le sont moins, mais, leur teneur en saccharose reste toujours élevée, même à la maturité, à l'inverse de ce qu'on observe chez la Pomme de terre.

3° Du *saccharose* et du *stachyose*, dans la graine du *Haricot* ; le pourcentage en saccharose reste sensiblement constant pendant le développement de la graine ; au moment de la maturité, il s'élève notablement. Quant au stachyose, il n'existe pas dans les graines jeunes et n'apparaît que tardivement à l'approche de la maturité.

4° Du *maltose*, dans le tubercule de *Bolbostemma* à tout âge ; le sucre de canne n'y est généralement représenté qu'à l'état de traces ; quand il s'en trouve davantage, c'est à la suite de circonstances accidentelles, telles que la dessiccation. La maturation des bulbes de *Bolbostemma* se traduit par la disparition graduelle des hexoses qui accompagnent le maltose et par l'augmentation parallèle des teneurs en maltose et en amidon.

e) — Le sucre de canne est banal chez les plantes vertes : il est distribué dans toute la plante. Le stachyose du *Haricot*, au contraire, est strictement localisé dans les graines à l'exclusion de la gousse même. Le maltose, chez *Bolbostemma*, ne se trouve ~~que~~ dans le tubercule ; il fait totalement défaut dans la tige et les feuilles.

f) — Nous n'avons rien aperçu, au cours de nos investigations, qui fût en relation nécessaire, en ce qui concerne l'amylogénèse, avec la présence du stachyose plutôt que d'un autre sucre, dans la graine du *Haricot*. Tout se passe comme s'il s'agissait là d'une ré-

serve indépendante, chose peu étonnante quand on sait que des graines de Légumineuses à réserves oléagineuses renferment également du stachyose.

On serait volontiers tenté d'assigner le même rôle au maltose chez *Bolbostemma*, mais quelque chose d'autre intervient sûrement, peut-être un phénomène d'équilibre, toujours est-il que si l'on provoque par la dessiccation la concentration en maltose du milieu intérieur, on voit ce dernier sucre s'évanouir complètement et se trouver remplacé par de l'*amidon surtout et aussi par du saccharose*. Néanmoins, cette apparition anormale de sucre de canne montre qu'il s'agit là d'un processus extra-physiologique de formation d'amidon fort différent de celui qui préside à la synthèse de la matière amylicée dans le tubercule en voie de développement.

h) — On n'aura pas été sans remarquer, au cours de l'exposé de nos recherches, la discontinuité frappante que présente le contingent glucidique, pendant sa progression, chaque fois qu'il passe d'un organe à un autre ; les transformations successives qu'il subit ne sont pas toutes dans le sens de condensation des hexoses à l'état d'amidon. On peut résumer ainsi ces vicissitudes, en ce qui concerne les sucres solubles. Dans le *limbe*, domine le sucre de canne qui paraît s'y former de prime abord ; dans le *pétiole*, les sucres circulent presque exclusivement à l'état de réducteur ; puis ils subissent une première condensation dans la *tige* ; avant de parvenir au lieu de la mise en réserve définitive, ils s'hydrolysent à nouveau dans la région de la plante qui établit la liaison entre la tige et l'organe à réserves, qu'il s'agisse de *stolons* souterrains ou de la *gousse*, on n'y trouve guère que des hexoses.

i) — La dégradation de l'amidon, dans les organes à réserves, lors de leur germination, suit, dans les plantes étudiées ici, une marche suffisamment accélérée pour que, dans aucun cas, nous n'ayons pu remarquer la présence de dextrines. A retenir les particularités suivantes :

Chez la *Pomme de terre*, c'est du saccharose qui apparaît en premier lieu au départ de la germination pour faire place ensuite quand le tubercule est mis en terre, à du réducteur possédant un pouvoir rotatoire positif peu élevé, souvent même négatif ;

Chez le *Colchique*, une masse considérable de sucre de canne se

forme aux dépens de l'amidon, dans le vieux tubercule en voie d'épuisement, alors qu'il n'y séjourne que peu de réducteur.

Dans le bulbe de *Bolbostemma paniculatum*, c'est encore du saccharose principalement qui apparaît au printemps à la reprise de la végétation, les hexoses n'interviennent, en quantité appréciable, que beaucoup plus tard.

Dans les cotylédons de graines de *Haricot* mises à germer, le stachyose s'évanouit très rapidement, le saccharose persiste davantage, les hexoses sont peu abondants.

Quant aux germes poussés à l'obscurité, qu'il s'agisse de ceux de Pomme de terre, de *Bolbostemma* ou de *Haricot*, ils ne renferment ni maltose ni dextrines : on n'y trouve guère que du glucose et du lévulose avec prédominance de ce dernier comme il arrive généralement pour les plantes étiolées.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1. — APELT, A. 1907. Neue Untersuchungen über den Kaltetod der Kartoffel. *Cohns Beitr. zur Biol. der Pfl.* Bd. IX, 2, p. 215.
2. — ARTSCHWAGER, E. 1924. Studies on the Potato Tuber. *Journ. of Agric. Research*, **28**, n° 11, p. 809.
3. — AUGEM, A. 1928. Les glucides des Iris. *Rev. gén. Bot.*, **40**, p. 456.
4. — BALLAND, 1897. La composition des Pommes de terre. *C. R. Ac. Sc.*, **125**, p. 429.
5. — BELVAL, H. 1924. La genèse de l'amidon chez les Céréales. *Rev. gén. Bot.*, **36**, p. 308.
- 6_a. — BERNARD, Claude. 1875. Réponse aux notes de M. Duchartre et de M. Violette, présentées dans la séance du 22 novembre, à propos de l'effeuillement des betteraves. *C. R. Ac. Sc.*, **81**, p. 999.
- 6_b. — 1875. Remarques critiques sur les théories de la formation des matières saccharoïdes dans les végétaux, et en particulier dans la betterave. *C. R. Ac. Sc.*, **81**, p. 1231.
7. — BERTHAULT, P. 1911. Recherches botaniques sur les variétés cultivées du *Solanum tuberosum* et les espèces sauvages de *Solanum* tubérifères voisins. *Ann. Sc. agron.*, **2**, p. 1.
8. — BERTHELOT, M. et JUNGFLEISCH, E. 1898. Traité élémentaire de Chimie organique. Paris, Dunod.
- 9_a. — BERTRAND, G. 1891. Sur quelques réactions colorées des hydrates de carbone. *Bull. Soc. Chim.*, **6**, p. 259.
- 9_b. — 1906. Le dosage des sucres réducteurs. *Bull. Sc. Chim.*, **35**, p. 1285.
10. — BERTRAND, G. et THOMAS, P. 1919. Guide pour les manipulations de chimie biologique. Paris, Dunod, 2^e éd.
11. — BOIS, D. 1900. L'*Actinostemma paniculatum* Maximowicz, Cucurbitacée grimpante ornementale nouvelle pour les jardins et le Pey-Mou des Chinois. *Journ. Soc. Hort. Fr.* **1**. [4], p. 123.
12. — BOURDOUIL, Mlle C. 1931. Sur une méthode biochimique de dosage de l'amidon dans les plantes. *Bull. Soc. Chim. biol.*, **13**, p. 809.

- 13_a. — BOURQUELOT, E. 1901. Recherches dans les végétaux du sucre de Canne à l'aide de l'invertine. *Journ. Pharm. et Chim.*, **14**, [6], p. 481.
- 13_b. — 1903. Le sucre de Canne dans les végétaux. *Journ. Pharm. et Chim.*, **18**, [6], p. 241.
14. — BOURQUELOT E. et BRIDEL, M. 1909. Sur la recherche du raffinose dans les végétaux. Sa présence dans deux graines de Légumineuses : *Erythrina fusca*, Lam. et *Entada scandens* Benth., *Journ. Pharm. et Chim.* **30**, [6], p. 162.
15. — BRIPEL, M. 1925. Sur la présence de très fortes quantités de maltose libre dans les tubercules frais de l'*Umbilicus pendulinus* D C., *Bull. Soc. Chim. biol.*, **7**, p. 181.
16. — BROWN, H. T. et MORRIS G. H. 1893. A contribution to the Chemistry and Physiology of Foliage Leaves. *Journ. of Chem. Soc.*, **63**, p. 604.
- 17_a. — COGNETAUX, A. 1881. Cucurbitacées. In De Candolle A. et C. Monographiæ Phanerogamarum. **3**. p. 325. Paris, Masson.
- 17_b. — 1916. Cucurbitaceæ. Fenilleæ et Melothriæ Pflanzenreich IV. 275. I. Leipzig, W. Engelmann.
- 18_a. — COLIN, H. 1916 et 1917. Le saccharose dans la Betterave. Formation et disparition. *Rev. gén. Bot.*, **28**, pp. 289, 321, 368, et **29**, pp. 21, 56, 98, 113.
- 18_b. — 1919. L'inuline chez les végétaux. Genèse et transformation. *Rev. gén. Bot.*, **31**. p. 75.
- 18_c. — 1919. Utilisation du glucose et du lévulose par les plantes supérieures. *C. R. Ac. Sc.*, **168**, p. 697.
- 18_d. — 1922. Tables pour le dosage du saccharose par double polarisation avant et après inversion diastasique. *Bull. Assoc. Chimist. Sucr. et Distill.*, **39**, p. 269.
- 18_e. — 1923. Dosage de lévulose en présence de glucose. Exposé critique des méthodes. *Bull. Assoc. Chimist. Sucr. et Distill.*, **40**, p. 397.
- 18_f. — 1926. La genèse des hydrates de carbone chez les végétaux. *Rev. des quest. scientifi.*, [4], **10**, p. 277.
- 18_g. — 1927. La saccharogénie dans la Betterave *C. R. Ac. Sc.* **184**, 1927 p. 835.
- 18_h. — 1928-1929. Remarques sur le dosage de l'amidon par voie diastasique. *Bull. Ass. Chimist. Sucr. et Distill.*, **46**, p. 177.
19. — COLIN, H. et BELVAL, H. 1922. Sur les prétendues dextrines de réserve des Monocotylédones. *C. R. Ac. Sc.* **176**, p. 1493.
20. — COLIN, H. et de CUGNAC, A. 1926. Les hydrates de carbone des Graminées. *Bull. Soc. bot.*, **73**, p. 947.
- 21_a. — COLIN H. et FRANQUET R. 1927. La genèse de l'amidon dans la pomme de terre. *Bull. Soc. bot.* **3** [5], p. 451.

- 21_b. — 1927. Sur l'existence de pentoses prétendus libres, dans les feuilles, *Bull. Soc. Chim. Biol.*, **9** p. 114.
- 21_c. — 1928. La genèse de l'amidon dans le Haricot. *C. R. Ac. Sc.* **187**, p. 309.
- 21_d. — 1928. Une nouvelle plante à maltose *Schizopepon Fargesii* Gagnepain. *C. R. Ac. Sc.*, **186**, p. 890.
22. — COMBES, R. 1927. La vie de la cellule végétale, Paris. A. Colin.
23. — COUDON, H. et BUSSARD, L. 1897. Recherches sur la Pomme de terre alimentaire. *Ann. Sc. agron.*, **1**, p. 250.
24. — CUGNAC, A. de 1931. Recherches sur les glucides des Graminées. *Ann. Sc. Nat., Bot.*, **13** [10]. Thèse 1930.
25. — DAVIS, W. A. and DAISH, A. J. 1914. Methods of estimating carbohydrates II. The estimation of starch in plant material. *Journ. of agric. Sc.* **6**, p. 152.
26. — DAVIS, W. A., DAISH, A. J. and SAWYER, G. C. 1916. Studies of the Formation and Translocation of Carbohydrates in Plants. I. The Carbohydrates of the Mangold Leaf. *Journ. of agric. Sc.*, **7**, p. 256.
27. — DAVIS, W. A. and SAWYER G. C., 1916. Studies of the Formation and translocation of Carbohydrates in plants. III. The Carbohydrates of the leaf stalks of the Potato, the Mechanism of the Degradation of Starch in the Leaf. *Journ. of agric. Sc.*, **7**, p. 352.
28. — DOUILLET F. 1892-1893. Analyse de la Pomme de terre industrielle. *Bull. Assoc. Chimist. Sucr. et Dist.* (**10**), p. 820.
- 29_a. — DUCHARTRE. 1875. Remarques sur l'interprétation de deux tableaux d'analyses chimiques. *C. R. Ac. Sc.*, **81**, p. 915.
- 29_b. — 1875. Quelques réflexions à propos de la formation du sucre dans la betterave. *C. R. Ac. Sc.*, **81**, p. 1065.
- 29_c. — 1876. Dernières réflexions au sujet de la production des matières saccharoïdes dans les végétaux. *C. R. Ac. Sc.*, **82**, 1876.
30. — FITTBOGEN, J., GROENLAND, J. und FRAUDE, G. 1876 Untersuchungen über den Verbrauch und die Ablagerung der Reservstoffe in der Kartoffel Knolle. *Landw. Jahrb.*, **5**, p. 597.
31. — FLEURY P. et POIROT G. 1922. Etude sur la réaction de l'orcine avec le furfurool. Application au dosage colorimétrique de petites quantités de furfurool. *Bull. Soc. Chim. biol.*, **4**, p. 251.
32. — FLÜCKIGER F. A. 1883. Pharmakognosie des Pflanzen-reiches, 2^e éd. Berlin.

33. — FRANQUET R. 1930. L'*Actinostemma paniculatum* Maxim. ex Cogniaux doit constituer un nouveau genre de Cucurbitacées. *Bull. du Mus.* [2], **2**, p. 324.
34. — FREMY 1889. Encyclopédie chimique. Paris, Dunod.
35. — GAGNEPAIN F. 1918. Cucurbitacées nouvelles de l'Herbier du Muséum. *Bull. du Mus.* **24**, p. 377.
- 36_a. — GILLOT P. 1923. Sur la présence du maltose dans les organes de réserve du *Mercurialis perennis*. *Journ. Pharm. et Chim.* **28**, p. 148.
- 36_b. — 1925. Recherches chimiques et biologiques sur le genre *Mercurialis* L. Nancy. Thèse.
- 37_a. — GIRARD, A. 1889. Recherches sur la culture de la Pomme de terre industrielle. *C. R. Ac. Sc.*, **108**, p. 412 et p. 602.
- 37_b. — 1893. Sur la migration de la fécule de Pomme de terre dans les tubercules à repousses. *C. R. Ac. Sc.*, **116**, p. 1148.
38. — GRIFFITH, W. 1837. Some account of the botanical collection brought from the Eastward by Dr Cantor.
— 1854. Id. *Journ. Asiat. Soc. Bengal.*, **22**, p. 623.
- 39_a. — GUILLIERMOND, A. 1911. Sur l'origine des leucoplastes et sur les processus cytologiques de l'élaboration de l'amidon dans le tubercule de Pomme de terre. *C. R. Ac. Sc.*, **153**, p. 1492.
- 39_b. — 1912. Recherches cytologiques sur le mode de formation de l'amidon et sur les plastes des végétaux. *Archiv. d'Anat. microsc.*, **14**, p. 310.
- 40_a. — HARLAY, M. Le sucre de canne dans quelques racines officinales, 1905. *Journ. Pharm. et Chim.*, 1905, [6], **21**, p. 49.
- 40_b. — 1905. Le saccharose dans les organes végétaux souterrains. Thèse doct. Pharm. Paris.
41. — HERISSEY et SIBASSIÉ R. 1924. Recherches biochimiques sur la nature et la quantité des principes hydrolysables par l'invertine et par l'émulsine, contenus dans quelques graines de Légumineuses. *Bull. Soc. Chim. biol.*, **6**, p. 759.
42. — HUNGERBÜHLER. 1886. Zur Kenntniss der Zusammensetzung der nicht ausgereiften Kartoffelknollen. *Landw. Versuchst.*, **32**, p. 381.
43. — IRMISCH, T. 1850. Zur Morphologie der monokotylyschen Knollen und Zwiebelgewächse. Berlin, Reimer.
44. — JUMELLE, G. 1910. Les plantes à tubercules alimentaires. Paris, Doin.
45. — KAYSER, R. 1883. Ueber das Vorkommen von Rohrzucker und einiger seiner Umwandlungsprodukte im Organismus der Pflanzen. *Landw. Versuchst.* **29**, p. 461.

46. — KLUYVER. 1914. Biochemische Suikerbepalingen, Leipzig. (Cité d'après Davis et Sawyer. *Journ. of agric. Sc.*, 1916, 6, p. 116, cf. 27).
47. — KREUSLER, U. 1886. Chemisch-physiologische Untersuchungen über das Wachstum der Kartoffelpflanze bei kleineren und grösseren Saatgut. *Landw. Jahrb.* 15 p. 309.
48. — LAURENT, E. 1887. Recherches expérimentales sur la formation d'amidon dans les plantes aux dépens de substances organiques. *Bull. Soc. roy. Bot. Belgique*, 26, p. 243.
49. — LECLERC DU SABLON, M. 1898. Recherches sur les réserves hydrocarbonées des bulbes et tubercules. *Rev. gén. Bot.*, 10, p. 353, 385, 447.
50. — LE GRAND L. 1921. Dosage du maltose ou du lactose en présence d'autres sucres réducteurs (emploi de la liqueur de Barfœd). *C. R. Ac. Sc.*, 172, p. 602; id. *Bull. Assoc. Chim. Suc. et Dist.* 38, p. 355 et *Ann. falsif. et fraudes* 14^e année, p. 132, 268.
51. — LINDET L. 1900. Sur la présence du dextrose et du lévulose dans les feuilles de betteraves *Ann. agron.*, 26, p. 103.
— 1911. Sur le pouvoir électif des cellules végétales vis-à-vis du dextrose et du lévulose. *Bull. Soc. Chim.*, 9, p. 425.
52. — LINDET et NOTTIN P. 1923. Evolution des grains de féculé dans le tubercule de la Pomme de terre. *C. R. Acad. Agric.*, 9, p. 267 ; *Ann. Inst. nat. agron.* 17, p. 25.
53. — LONGCHAMBOM, L. 1925. Notices cristallographiques. Sur le maltose. *Bull. Soc. Min.*, 48, p. 367.
54. — MAÏGE, A. 1924. Les différents stades de la condensation amylogène. *C. R. Ac. Sc.*, 178, p. 1998.
55. — MAQUENNE, L. 1900. Les sucres et leurs principaux dérivés. Paris, Gauthier-Villars.
— 1922. Précis de Physiologie végétale. Paris, Payot.
56. — MARCACCI, A. 1891. Sui prodotti della trasformazione dell'amido. *Atti d. Soc. tosc. di Sc. nat.* Pisa, 7, p. 28 (Cité d'après *Just's Jahresber.*, 1891, 1, p. 47).
- 57_a. — MAXWELL, W. 1890. On the presence of sugar-yielding insoluble Carbohydrates in Seeds. *Am. Chem. Journ.*, 12, p. 265.
- 57_b. — 1890. On the soluble carbohydrates present in seeds of Legumes. *Am. Chem. Journ.*, 12, p. 51.
58. — MAYER. 1900. Ueber die Verteilung der diastatischen Enzyme in der Kartoffelpflanze. *J. für Landw.* 48, p. 67.
59. — MENOZZI, A. 1888. Ricerche chimiche sulla germinazione del *Phaseolus vulgaris*. *Acad. dei Lincei. Rend.* Roma, 4, p. 149.
60. — MICHEL-DURAND E. 1918. Variation des substances hydrocarbonées dans les feuilles. *Rev. gén. Bot.*, 30, p. 337, 377.

- 61_a. — MOLLIARD, M. 1907. Action morphogénique de quelques substances organiques sur les végétaux supérieurs. *Rev. gén. Bot.*, **19**, p. 241.
- 61_b. — 1918. Influence de certaines conditions sur la consommation comparée du glucose et du lévulose par le *Strerigmatocystis nigra* à partir du saccharose. *C. R. Ac. Sc.*, **167**, p. 1043.
- 61_c. — 1921, Nutrition de la Plante. II. Formation des substances ternaires. Paris, Doin.
- 61_d. — 1923. III. Utilisation des substances ternaires. Paris, Doin.
62. — MULLER-THURGAU und SCHNEIDER-ORELLI, O. 1910. Beiträge zur Kenntnis der Lebensvorgänge in ruhenden Pflanzenteilen, I., Ueber den Einfluss des Vorerwärmens und einiger anderer Faktoren. *Flora*, **101**, p. 309.
- 1911-1912. Idem. II. *Flora*, **104**, p. 387.
63. — NOTTIN, P. 1924. Dosage du maltose en présence du glucose. par l'emploi de la liqueur de Barfœd. *Bull. Soc. Chim.*, **35**, p. 1527.
64. — PAGNOUL, A. 1890. Influence de la lumière sur le développement des tubercules de la Pomme de terre. *C. R. Ac. Sc.* **110**, p. 471.
65. — PASTEUR, L. 1875. Observations sur la note de Duchartre *C. R. Ac. Sc.*, **81**, p. 1072.
66. — PAYEN. 1838. Phénomènes observés dans la congélation des Pommes de terre. *C. R. Ac. Sc.*, **6**, p. 275.
67. — PELLETIER et CAVENTOU, 1820. Examen chimique de plusieurs végétaux de la famille des Colchicées, et du principe actif qu'ils renferment. [Cevadille (*Veratrum Sabadilla*) ; Hellébore blanc (*Veratrum album*) ; Colchique commun (*Colchicum autumnale*)]. *Ann. Chim. Phys.* **14**, p. 69.
68. — PICTET, A. 1920. La distillation sèche dans le vide et son application à l'étude des hydrates de carbone. *Bull. Soc. Chim.*, **27**, p. 652.
69. — PLANTA, A. de. 1889. Note sur la composition des tubercules de Crosnes du Japon. *Rev. gén. Bot.* **1**, p. 85.
70. — PLANTA A. von und SCHULZE, E. 1892. Ueber einige Bestandteile der Wurzelknollen von *Stachys tuberosa*. *Landw. Versuchst.* **40**, p. 277.
71. — POWER, F. B. and SALWAY, A. H. 1913. Chemical examination of the roots of *Phaseolus multiflorus*. *The Pharm. Journ. a. Pharmacist.*, [4], **36**, p. 550.
- 72_n. — PRUNET, A. 1892. Sur la constitution physiologique des tubercules de Pomme de terre dans ses rapports avec le développement des bourgeons. *C. R. Ac. Sc.*, **114**, p. 1079.

- 72_b. — 1893. Recherches physiologiques sur les tubercules de Pomme de terre. *Rev. gén. Bot.*, **5**, p. 49.
73. — RAPPARD, K. von. 1867. Beitrag zu den Untersuchungen über die chemisch-physiologischen Vorgänge während der Keimung der Kartoffel, mit besonderer Berücksichtigung der Wanderung der Eiweisstoffe und der Stärke. *Ann. der Landw.*, **50**, p. 306.
74. — RAVENNA, C. et CERESER, O. 1909. Sull'origine e sulla funzione fisiologica dei pentosani nelle piante. *Atti. Ac. Lincei. Rend. Roma* [5^e s.], **18**, II, p. 177.
75. — REILHES, R. 1931. Effets de la concentration de l'iode sur la coloration de l'amidon. *Rev. gén. Bot.* **41**, p. 177.
- 76_a. — SACHS, J. 1863. Ueber die Stoffe, welche das Material zum Wachstum der Zellhaute liefern. *Jahrb. f. wiss. Bot.* **3**, p. 231.
- 76_b. — 1874. *Traité de Botanique*, trad. par Ph. Van Tieghem. 3^e éd. Paris, Savy.
- 76_c. — 1868. *Physiologie végétale*. trad. par M. Micheli. Paris, Masson.
77. — SCHACHT. 1856. Bericht über die Kartoffelpflanze und deren Krankheiten. Berlin.
78. — SCHMID, F. 1924. Teneur variable des Pommes de terre en hydrates de carbone. *C. R. Soc. Biol.*, **91**, p. 287.
79. — SCHULZE, E. 1899. Ueber die Verbreitung des Rohrzuckers in den Pflanzen, über seine physiologische Rolle und über lösliche Kohlenhydrate, die ihn begleiten. *Ztschr. für physiol. Chem.*, **27**, p. 267.
80. — SCHULZE, E. und FRANKFURT, S. 1895. Ueber die Verbreitung des Rohrzuckers in den Pflanzen, über seine physiologische Rolle und über lösliche Kohlenhydrate, die ihn begleiten. *Ztschr. für physiol. Chem.* **20**, p. 511.
81. — SCHULZE, E. und GODEL, Ch. 1909. Untersuchungen über die in Pflanzensamen enthaltenen Kohlenhydrate. *Ztschr. für physiol. Chem.*, **61**, p. 279.
82. — SCHULZE, E. und SELIWANOFF, Th. 1887. Ueber das Vorkommen von Rohrzucker in unreifen Kartoffelknollen. *Landw. Vers. Stat.*, **34**, p. 403.
83. — SELIWANOFF, Th. 1887. Ein Beitrag zur Kenntnis der Zusammensetzung der etiolierte Kartoffelkeime. *Landw. Vers. Stat.*, **34**, p. 414.
84. — SJÖBERG, K. 1922. Beiträge zur Kenntnis der Amylase in Pflanzen. *Biochem. Ztschr.*, **133**, p. 218.
85. — STOLZE, C. H. 1818. Chemische Zerlegung der Wurzel der Herbstzeitlose (*Colchicum autumnale*). *Berl. Jahrb. der Pharm.*, **19**, p. 107.

- 1819. Fortsetzung der in vorigem Jahrgange abgebrochenen chemischen Zerlegung der Herbstzeitlose (*Colchicum autumnale*). *Berl. Jahrb. der Pharm.*, **20**, p. 135.
- 86_a. — TANRET, Ch. 1903. Sur le stachyose. *Bull. Soc. Chim.*, **29**, p. 888.
- 86_b. — 1909. Sur l'amidon soluble. *C. R. Ac. Sc.*, **148**, p. 1775.
- 86_c. — 1912. Sur l'amidon. *Bull. Soc. Chim.*, **11**, p. 898.
- 86_d. — 1914. idem. *Bull. Soc. Chim.*, **15**, p. 702.
87. — TANRET, G. 1913. Sur la présence du stachyose dans le haricot et les graines de quelques autres Légumineuses. *Bull. Soc. Chim.*, **13**, p. 176.
88. — THOMAS, P. 1925. Nouvelle réaction des pentoses libres et combinés. *Bull. Soc. Chim. biol.*, **7**, p. 102.
89. — VINTILECO, J. 1909. Etude de l'action des ferments sur le stachyose. *J. Pharm. Chim.* (6), **30**, p. 167.
90. — VOCHTING, H. 1902. Ueber die Keimung der Kartoffelknollen. *Bot. Zeitung*, Leipzig.
91. — VOSKRESSENSKY, A. 1924. La digestion des gommes par les ferments. La digestion de la gomme de Cerisier *in vitro*. *Bull. Soc. Chim. biol.*, **6**, p. 226.
- 92_a. — VRIES, H. de. 1878. Beiträge zur speziellen Physiologie landwirtschaftlicher Kulturpflanzen. IV. Keimungsgeschichte der Kartoffelknollen. *Landw. Jahrb.*, **17**, p. 218.
- 92_b. — 1878. id. V. Wachstumsgeschichte der Kartoffelpflanze. *Landw. Jahrb.*, **17**, p. 591.
93. — WEHMER, C. 1929-1931. Die Pflanzenstoffe, 2^e éd. Iena, Fischer.
94. — WERNER. 1876. Der Kartoffelbau. Berlin.
95. — WURTZ, Ad. 1874-1905. Dictionnaire de chimie. Paris, Hachette.

TABLE DES MATIÈRES

INTRODUCTION	5
TECHNIQUE	
A. Analyse des extraits alcooliques.....	10
a) <i>Mélange de starchose, saccharose, et sucres réducteurs</i>	11
b) <i>Mélange de maltose, hexoses et saccharose</i>	13
c) <i>Recherche des pentoses</i>	16
2. Analyse des extraits aqueux	
<i>Recherche des dextrines</i>	18
3. Dosage de l'amidon.....	18

CHAPITRE PREMIER

La genèse de l'amidon dans la Pomme de terre	21
A. Glucides des feuilles	22
B. Glucides des tiges.....	27
C. Glucides des stolons et des tubercules	29
D. Glucides des tubercules en voie de germination.....	38

CHAPITRE II

La genèse de l'amidon chez le Colchique	43
A. — Partie aérienne	47
B. — Tubercule	48
1) <i>Elaboration des réserves</i>	48
2) <i>Utilisation des réserves</i>	51

CHAPITRE III

La genèse de l'amidon chez <i>Bolbostemma paniculatum</i>	57
A. — Identification du maltose.....	62
B. — Glucides des feuilles.	61
C. — Glucides des tiges.....	65
D. — Glucides des stolons et des bulbes	67
E. — Essais de condensation artificielle de l'amidon dans les bulbes..	70
F. — Dessiccation des bulbes.	71
G. — Utilisation des réserves et germination	74
H. — Diastases du bulbe de <i>Bolbostemma paniculatum</i>	76

CHAPITRE IV

La genèse de l'amidon chez le Haricot	79
A. — Glucides des feuilles.....	80
B. — Glucides des tiges et de la racine.	83
C. — Glucides des fruits et des graines.....	83
D. — Transformations des glucides au cours de la germination des graines de Haricot.	87
CONCLUSIONS GÉNÉRALES.	91
INDEX BIBLIOGRAPHIQUE	95

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

Physiologie. — Rôle de l'insuline dans le métabolisme des hydrates de carbone.

Géologie. — Carbonifère du Massif Armoricaïn.

Vu et approuvé

Paris, le 9 décembre 1931

Le Doyen de la Faculté des Sciences

Ch. MAURAIN

Vu

et permis d'imprimer

Le Recteur

de l'Académie de Paris

P. CHARLÉTY

NEMOURS. — IMP. ANDRÉ LESOT — 25-2-32
